INSTITUT NATIONAL AGRONOMIQUE
CHAIRE
D'AGRO
THIVERVAL GRIGNON
78850
MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE

annales de zoologie écologie animale

Trimestriel

1978

Vol. 10. N° 3

inra

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

Ann. Zool. Ecol. anim. AZEAA8 10 (3) 317-558 (1978)

AZEA10.3

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

149, rue de Grenelle, 75007 PARIS, Tél. : 551-41-09.

Directeur général : J. POLY

Annales agronomiques.

— L. GACHON, Chef du Département d'Agronomie, 63100 Clermont-Ferrand.
— M. HALLAIRE, Chef du Département de Bioclimatologie, C. N. R. A.

Annales de l'Amélioration des Plantes.

— M. RIVES, Chef du Département de Génétique et d'Amélioration des Plantes, I. N. R. A., 11, rue Jean-Nicot, 75007 Paris.

Annales de Phytopathologie.

— J. PONCHET, Chef du Département de Pathologie végétale, 06602 Antibes.

Annales de Zoologie - Écologie animale.

— B. HURPIN, Chef du Département de Recherches de Zoologie, 78280 Guyancourt.

Annales de Zootechnie.

— A. RÉRAT, Chef du Département de Nutrition, C. N. R. Z., 78350 Jouy-en-Josas.

Annales de Technologie agricole.

— P. DUPUY, Chef du Département de Technologie des Produits végétaux, 21034 Dijon Cedex.
— A. GUILBOT, Directeur scientifique du Centre de Recherches de Nantes, 44076 Nantes.
— B. L. DUMONT, Directeur du Laboratoire de Recherches sur la Viande, C. N. R. Z.
— A. BOURDET, Directeur du Laboratoire de Recherches sur la qualité des Blés, I. N. R. A., 16, rue Nicolas-Fortin, 75013 Paris.

Annales des Sciences forestières.

— P. BOUVAREL, Inspecteur général de la Recherche agronomique, Chef du Département de Recherches forestières, C. N. R. F.
— J. PARDÉ, Directeur de la Station de Sylviculture et de Production, C. N. R. F.

Annales de Génétique et de Sélection animale.

— P. MÉRAT, Directeur de la Station de Génétique factorielle, C. N. R. Z.
— B. VISSAC, Chef du Département de Génétique animale, C. N. R. Z.

Apidologie (Revue franco-allemande, co-édition I. N. R. A.-Deutscher-Imkerbund).

— J. LOUVEAUX, Directeur de la Station de Recherches sur l'Abeille et les Insectes sociaux, 91440 Bures-sur-Yvette.

Annales de Recherches vétérinaires.

— P. LARVOR, Directeur de la Station de Physiopathologie de la Nutrition, Theix, Saint-Genès, Champanelle, 63110 Beaumont.

Annales de Biologie animale, Biochimie, Biophysique. Pour les « Annales de Biochimie animale, Biochimie, Biophysique », Administration et secrétariat de la Rédaction à l'adresse suivante : Secrétariat des A. B. A. B. B., I. N. R. A., 78350 Jouy-en-Josas.

— C. THIBAULT, Directeur de Recherches à l'I. N. R. A., C. N. R. Z.

ADMINISTRATION ET SECRÉTARIAT DE LA RÉDACTION

Service des Publications de l'I. N. R. A., route de Saint-Cyr, 78000 VERSAILLES, Tél. : 950-75-22

GRAPEVINE GENETICS AND BREEDING

IInd INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON VINE BREEDING
BORDEAUX, JUNE 14-18th 1977

In spite of its great diversity, the grapevine variety range which is cultivated in the different vin growing countries of the world does not always satisfy the particular requirements of natural environment conditions or does not meet the technological or economic imperatives of certain production types.

The researchers have therefore undertaken the slow and difficult task to select grapevine by sexual multiplication in order to create new genotypes (vat varieties and dessert grapes, root stocks) which should fit to different climatic and edaphic conditions and also to a high quality production level.

The Institut National de la Recherche Agronomique initiated an International Symposium about the grapevine breeding in Bordeaux from June 14th to 18th, 1977. 130 scientists and technicians participated in the working sessions. 72 reports and communications were presented. They dealt with four principal themes which constitute the four sections of this book entitled« Grapevine Genetics and Breeding»

Section I. — Genetic problems and general methodology of vine breeding
Sources of genes — Quantitative genetics — Heredity of characters — Cytogenetics — Mutagenesis — Interspecific hybridisation — Selection methods and technology.

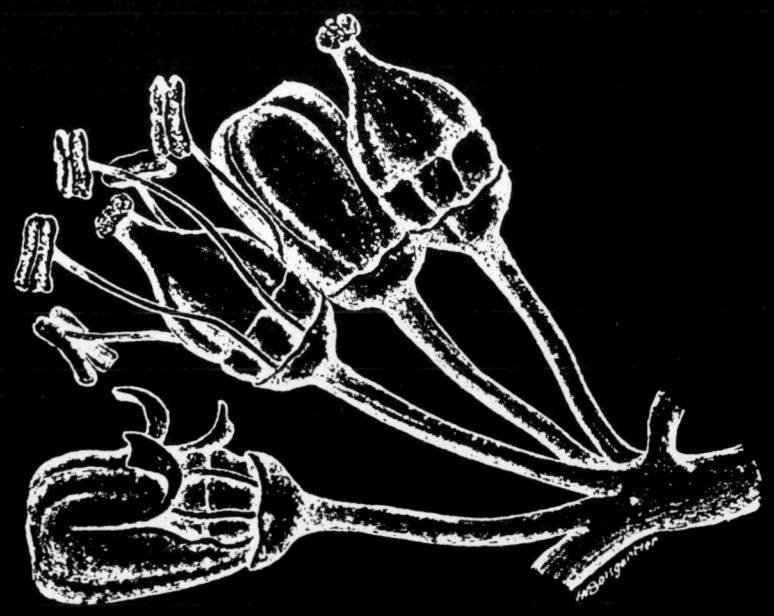
Section II. — Breeding for resistance to pests and diseases
Animal parasites (Phylloxera — Nematodes) — Cryptogamic diseases (Downy Mildew, Oïdium, Grey Mold).
Breeding tests — Genetic Determinism.

Section III. — Adaptation to edaphic, climatic and cultural conditions
Selection of rootstocks — Cold resistance — Drought resistance — Adaptation to climatic and edaphic conditions.

Section IV. — Technological criteria of quality
Composition and organoleptic vine characters (aroma, organic acids, anthocyanins, tannin, etc). Identification and proportioning of the constituents : Application to breeding and genetic studies.
Quality of table grapes.

This book is suitable for all persons interested in vine: researchers, teachers, viticol advisers, nurserymen, experienced vin growers, etc.

GÉNÉTIQUE ET AMÉLIORATION DE LA VIGNE



inra

BON DE COMMANDE
ORDER FORM

A ADRESSER A :
To be sent to :

SERVICE DES PUBLICATIONS
INSTITUT NATIONAL
DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE
C.N.R.A., route de Saint-Cyr
78000 VERSAILLES (France)

VEUILLEZ ME FAIRE PARVENIR ..... EX(S) DE :
Please send me ..... copy(ies) of :

GÉNÉTIQUE ET AMÉLIORATION
DE LA VIGNE

472 pages, Prix : 230 F TTC

QUE JE RÈGLE :
Payable :

— par virement au C.C.P. Paris 9064-43 V, Régisseur des Publications
— par chèque bancaire à l'ordre du Régisseur des Publications *(by cheque to Régisseur des Publications)*
— par coupons UNESCO *(by UNESCO coupons)*

NOM .....
Name

ADRESSE .....
Address

Date : Signature :

Les commandes peuvent également être transmises par l'intermédiaire des Libraires.
Orders may also be sent through any bookseller.

GÉNÉTIQUE ET AMÉLIORATION DE LA VIGNE

IIe SYMPOSIUM INTERNATIONAL SUR L'AMÉLIORATION DE LA VIGNE
BORDEAUX, 14-18 JUIN 1977

Bien que très diversifiée, la gamme des variétés de Vigne cultivées dans les différents pays viticoles du monde n'est pas toujours suffisante pour répondre aux exigences particulières des conditions du milieu naturel ou aux impératifs d'ordre technologique ou économique imposés par certains types de production. Pour ces raisons, les chercheurs ont entrepris un lent et difficile travail d'amélioration de la Vigne par voie sexuée, dans le but de créer de nouveaux génotypes (variétés de cuve et de table, porte-greffes) possédant, en même temps qu'une bonne adaptation aux différentes conditions climatiques et édaphiques, des aptitudes à une production de niveau qualitatif élevé.

A l'initiative de l'Institut National de la Recherche Agronomique, un Symposium International sur l'Amélioration de la Vigne s'est tenu à Bordeaux du 14 au 18 juin 1977. 130 scientifiques et techniciens, appartenant à 27 pays viticoles ont participé à des séances de travail au cours desquelles 72 rapports et communications ont été présentés. Les différents sujets abordés se rattachent à quatre thèmes principaux qui constituent les quatre sections du présent ouvrage « GÉNÉTIQUE ET AMÉLIORATION DE LA VIGNE ».

Section I. — Problèmes génétiques et méthodologie générale de l'amélioration
Sources de gènes — Génétique quantitative — Hérédité des caractères — Cytogénétique — Mutagenèse — Hybridation interspécifique — Méthodes et techniques de sélection.

Section II. — Amélioration des résistances aux parasites
Parasites animaux (Phylloxéra, Nématodes — Maladies cryptogamiques (Mildiou, Oïdium, Pourriture grise).
Tests de sélection — Déterminisme génétique.

Section III. — Adaptation aux conditions édaphiques, climatiques et culturales
Amélioration des porte-greffes — Résistance au froid, à la chlorose, à la sécheresse — Adaptation aux conditions climatiques et édaphiques.

Section IV. — Critères technologiques de la qualité
Composition et caractères organoleptiques des vins (arômes, acides organiques, anthocyanes, tanins, etc). Identification et dosage des constituants : application à la sélection et aux études génétiques.
Qualité des raisins de table.

Cet ouvrage s'adresse à tous ceux qui s'intéressent à la Vigne : chercheurs, techniciens, enseignants, conseillers viticoles, pépiniéristes, viticulteurs avertis, etc.

INSTITUT NATIONAL AGRONOMIQUE
CHAIRE
D'AGRONOMIE
THIVERVAL-GRIGNON
78850
MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE

annales de zoologie écologie animale

Trimestriel

1978

Vol. 10 . N° 3

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs
et de l'Institut national de la Recherche agronomique
à l'exception des résumés

COLLOQUE FRANCO-TCHÉCOSLOVAQUE SUR LA « SPÉCIFICITÉ DES ENTOMOPHAGES »

(C. R. Antibes) (26 septembre au 1er octobre 1977) (I.N.R.A.)

MARDI 27 SEPTEMBRE 1977 : *Matinée*

— Accueil des participants par M. RITTER, M. (Administrateur du C.R.A. d'Antibes).

— Allocution de M. HURPIN, B. (Chef du département de Zoologie à l'I.N.R.A.

— Les Degrés de Spécificité dans les relations hôte-parasite par P. JOURDHEUIL (INTRODUCTION GÉNÉRALE).

— Organisation des séances par G. IPERTI.

THÈME N° 1 : *Après-midi* — PRÉSIDÉ PAR M. P. JOURDHEUIL
(*COINCIDENCE SPATIO-TEMPORELLE*)

— P. STARY : Spécificité parasitaire, phénologie des hôtes et relations entre les agroécosystèmes dans les programmes de lutte contre les insectes nuisibles (Hymenoptères : Aphidiides).

— J. M. RABASSE, G. IPERTI, J. P. LYON : Coïncidence chronologique entre les pullulations de Pucerons, les Coccinelles et les Syrphes.

— Y. CARTON : La recherche de l'habitat de l'hôte par un insecte entomophage.

— A. HONEK : Les facteurs qui déterminent la composition de l'ensemble des adultes de *Coccinellidae* et *Chrysopidae* sur trois espèces de mauvaises herbes.

— J. ZELENY : Les fluctuations spatio-temporelles des populations de Névroptères aphidiphages (*Planipennia*) (comme élément indicateur de leur spécificité).

— Z. RUZICKA, I. HODEK : Observations préliminaires sur l'halophilie chez *Coccinella undecimnotata* L.

— G. IPERTI : Coïncidence spatiale des Coccinelles et des Pucerons.

— J. ZELENY : Changes in the distribution of aphidophagous insects of the hop aphid, *Phorodon humili* (Schr.).

MERCREDI 28 SEPTEMBRE

THÈME N° 2 : *Matinée* — PRÉSIDÉ PAR M. V. LABEYRIE (INTRODUCTION)
(*COMPORTEMENT*)

— V. LABEYRIE : Comportement et écologie.

— G. IPERTI : Influence des principaux facteurs du climat sur le comportement de vol d'une coccinelle aphidiphage *Semiadalia undecimnotata* Schn.

— P. LASKA : Les connaissances actuelles sur la spécialisation alimentaire des différentes espèces de larves aphidiphages de *Syrphidae*.

— Y. CARTON et F. FREY : Comportement de ponte chez un Hyménoptère parasite.

— Z. RUZICKA : Feeding behaviour of the larvae of *Metasyrphus corollae* L.

— G. IPERTI : Comportement alimentaire des coccinelles.

THÈME N° 3 : *Après-midi* — PRÉSIDÉ PAR M. I. HODEK
(*ALIMENTATION*)

— I. HODEK : Spécificité alimentaire des entomophages vis-à-vis de leur proie (INTRODUCTION).

— Z. RUZICKA : La spécificité nutritive chez les larves de *Metasyrphus corollae* L.

— I. HODEK : Causes de la non-adéquation des proies chez les Coccinelles aphidiphages.

— A. FERRAN : L'adéquation trophique : moyens d'étude.

— J. P. NENON : Modulation du taux de polyembryonie d'*Ageniaspis fuscicollis* Dalm. (*Hymenoptère, Encyrtidae*) selon les hôtes adoptés pour son développement.

— H. KITANO et N. NAKATSUJI : Résistance of *Apanteles glomeratus* eggs to the encapsulation reaction by their habitual host, *Pieris rapae crucivora*.

— J. BRUN et G. IPERTI : Influence de l'alimentation sur la fécondité des Coccinelles aphidiphages.

— I. HODEK, Z. RUZICKA et M. HODKOVA : Pollinivorie et aphidiphagie chez *Coleomegilla maculata* Lengi.

VENDREDI 30 SEPTEMBRE
CONCLUSIONS DU COLLOQUE A VALBONNE

Séance présidée par M. BILIOTTI (Inspecteur Général des Disciplines Phytosanitaires à l'I.N.R.A.).

Ann. Zool. Écol. anim., 1978, **10** (3), 317-333.

Les degrés de spécificité dans les relations hôte-parasite

P. JOURDHEUIL

Station de Zoologie et de lutte biologique, INRA, Centre de Recherches d'Antibes, 06602 Antibes

Au sein de l'embranchement des Arthropodes, les relations entre organismes appartenant à des niveaux successifs de consommation ne se différencient pas fondamentalement de celles qui peuvent exister pour d'autres maillons de la chaîne alimentaire et notamment pour le couple végétal-phytophage.

Ici encore, dans la plupart des cas, la femelle entomophage sélectionne pour ses descendants le milieu alimentaire susceptible d'assurer leur complet développement jusqu'au stade imaginal (Labeyrie, 1966). Parfois, elle assure elle-même la récolte et le stockage des proies au voisinage du site de nidification. Plus généralement, elle dépose ses œufs, ou éventuellement ses larves, à l'intérieur, au contact ou à proximité du substrat nutritif.

Toutefois, la nature même de l'aliment des entomophages fort différent de celui des phytophages ou des décomposeurs, va modifier le mode de consommation et, par là, certains éléments de la spécificité.

Afin d'être en mesure d'exploiter de façon satisfaisante un organisme aussi mobile et aussi habile qu'un insecte, son consommateur a été amené à spécialiser ses formes de relations avec le consommé dans deux voies assez différentes : d'une part le prédatisme, c'est-à-dire la destruction brutale de la proie grâce à la mise en œuvre de dispositifs de capture plus ou moins élaborés, suivie d'une consommation immédiate ; d'autre part le parasitisme, c'est-à-dire une exploitation lente et ménagée grâce à la réalisation d'une association intime et permanente entre les deux antagonistes.

Cette dernière forme de vie, très fréquente chez les entomophages, s'accompagne nécessairement, chez les stades incriminés, en l'occurence les stades préimaginaux, d'une évolution régressive limitant tout comportement actif de recherche et implique un ajustement très précis de leurs besoins physiologiques et chorologiques aux particularités de l'organisme consommé. Par voie de conséquence, la mère, seul stade susceptible d'assurer la dissémination de l'espèce, a un rôle crucial à jouer dans la sélection et la colonisation de l'aliment destiné à sa descendance.

En d'autres termes, il apparaît que parmi les éléments de spécificité parasitaire, l'éthologie imaginale et la physiologie larvaire doivent avoir une importance beaucoup plus marquée que chez le phytophage. C'est-à-dire que face à des ressources alimentaires certainement beaucoup plus diversifiées que celles dont dispose un

consommateur primaire, du fait de l'extrême variabilité des caractères morphologiques, biologiques et éthologiques des insectes hôtes potentiels, les facultés d'adaptation de l'entomophage seront obligatoirement beaucoup plus limitées ce qui conduit à un degré de spécificité notablement plus étroit.

Ce sont ces deux aspects particuliers des relations hôte-parasite concernant d'une part les éléments de la spécificité, d'autre part les limites de la spécificité que nous développerons plus particulièrement au cours de cette mise au point.

Les éléments de spécificités chez les entomophages

La sélection de l'hôte ou de la proie comporte diverses étapes successives et distinctes que Salt (1935) avait définies par les termes de « host finding » (sélection écologique) puis « host selection » (sélection psychologique) et enfin « host suitability » (sélection physiologique). En accord avec Doutt (1964), nous introduirons une subdivision supplémentaire au niveau de la séquence intermédiaire en considérant successivement la découverte de l'habitat de l'hôte, la découverte de l'hôte proprement dit puis l'« host acceptance » ce qui correspond en fait à ce que Biliotti (1958) a défini comme la prise de possession de l'hôte et enfin l'adéquation de l'hôte.

La découverte de l'habitat.

La découverte de l'habitat de l'hôte fait appel en fait à toute une série de phénomènes, les uns strictement passifs, les autres actifs. Tout en retenant l'importance des mécanismes comportementaux et physiologiques dans la sélection de l'hôte, il ne faut pas négliger une condition préliminaire essentielle, à savoir que consommateur et consommé aient la possibilité de se rencontrer, c'est-à-dire qu'il y ait coïncidence au sens de Thalenhorst (1950) entre le stade réceptif de l'hôte et le stade « d'exploitation » de l'entomophage.

Or à un niveau aussi élevé de la chaîne trophique sauf mise en place d'ajustements physiologiques des cycles ou de liaisons topographiques plus ou moins permanentes entre les antagonistes, la coïncidence spatio-temporelle prend un caractère très aléatoire, voire même dramatique dans le cas où la distribution de la descendance de l'entomophage se réalise plus ou moins au hasard (Du Merle, 1971) ou nécessite l'utilisation d'un ou plusieurs hôtes de transition.

Or ces ajustements écologiques seront précisément d'autant plus difficiles à réaliser que l'on s'adresse à un niveau plus élevé de la chaîne alimentaire car ils dépendront d'un nombre croissant de variables plus ou moins indépendantes. Lors d'une étude sur la biocénose parasitaire des Coléoptères associés aux Crucifères (1961), je rappelais notamment que « par suite des interactions entre le climat, le végétal et l'insecte phytophage, l'importance numérique des hôtes au stade réceptif subit des variations saisonnières extrêmement accusées. On constate généralement une pullulation soudaine soit au printemps, soit à l'automne, suivie d'une raréfaction brutale au cours des mois suivants. La densité des parasites polyvoltins est si fortement limitée par la diminution périodique du nombre des proies (ou l'absence d'hôtes de transition) que ces Hyménoptères ne sont généralement plus assez nombreux pour parasiter une proportion élevée de Coléoptères pendant la brève période de temps où ces derniers

sont particulièrement abonda nts. Les insectes entomophages à cycle univoltin échappent à ces variations sai sonnières du milieu mais leur diapause présente des caractéristiques écologiques assez différentes de celle de leur hôte ». Ce défaut de synchronisation entre le cycle du consommateur et celui du consommé est un phénomène très général qui limite en particulier l'efficacité des prédateurs aphidiphages à l'égard de certaines espèces de Pucerons en verger et est à l'origine de l'échec de l'acclimatation de parasites nécessitant des hôtes de transition tel *Macrocentrus ancylivorus*.

« Il se produit non seulement un manque de coïncidence chronologique mais aussi un manque de coïncidence spatiale. En raison du cycle annuel (et saisonnier) de la plante, les insectes phytophages sont périodiquement obligés de changer d'habitat. Ceux-ci sont très bien adaptés à de tels déplacements et peuvent effectuer des vols de très grande amplitude ; il n'en est pas de même des Hyménoptères. D'autre part, les insectes phytophages se réfugient obligatoirement à certaines périodes de l'année dans des biotopes où il est très difficile aux insectes entomophages de les déceler ou de les parasiter. Enfin les parasites polyvoltins ont souvent tendance à concentrer leur activité sur une fraction parfois très limitée de l'aire de répartition des Coléoptères » (Jourdheuil, 1961).

Pour ne parler que de ce dernier aspect de la coïncidence spatiale, signalons que l'entomophage présente des facultés d'adaptation aux conditions climatiques beaucoup plus limitées que celle du phytophage ce qui restreint notablement son aire d'activité (cas des *Aphytis* parasites d'*Aonidiella aurantii*) (De Bach, 1969). Souvent intervient également la notion de préférenda qui conduit à ce que dans le genre *Trichogramma*, par exemple, *T. embryophagum* se rencontrera essentiellement en forêt, *T. cacoeciae* et *pallida* en verger, *T. evanescens* dans les cultures et *T. semblidis* dans les zones marécageuses. A cette stratification horizontale peut s'ajouter une stratification verticale ainsi que l'a souligné Iperti (1965) pour les Coccinelles dont certaines espèces prospectent exclusivement les strates herbacées, d'autres les buissons, d'autres enfin la frondaison des arbres.

Il convient d'ajouter que les exigences alimentaires du stade responsable de la dissémination de l'espèce, notamment dans le cas des parasites mais également chez certains prédateurs tels les Syrphides (Lyon) sont fort différentes de celles des stades préimaginaux. La plupart des Hyménoptères et certaines Tachinaires ont besoin de miellat, de nectar ou de pollen pour mûrir leurs œufs et il peut être noté des différences considérables d'activité parasitaire selon que le biotope est pourvu ou non en sources alimentaires d'origine végétale (Diadetchko, 1968). La localisation des *Tiphiidae* ennemi de Scarabeides est même étroitement liée à celle de telle ou telle espèce végétale (Wolcott, 1942). Enfin, chez plusieurs prédateurs la présence de certaines plantes est nécessaire soit en complément de l'alimentation carnée d'un stade déterminé (*Perillus bioculatus*, Franz et Szmidt, 1960), soit comme nourriture de survie (pollen pour les Anthocorides du genre *Orius* (Carayon Stephan, 1959 ; Fauvel, 1970) soit comme substrat de ponte (cas des *Elatophilus* par exemple : Riom *et al.* 1971).

Lorsque les deux antagonistes se trouvent dans le même biotope, encore faut-il que l'entomophage trouve le site électif colonisé par le phytophage. Souvent le parasite n'est pas attiré par l'hôte lui-même mais par les caractéristiques de son habitat. Dans certains cas, la spécificité alimentaire peut être essentiellement liée à la forme de vie de l'hôte indépendamment de sa position systématique. Ainsi certains Chalcidiens *Eurytomidae* ou *Torymidae* parasitent indifféremment les larves de Tenthrèdes, de

Coléoptères, de Diptères ou de Lépidoptères sous réserve que ces derniers vivent dans des zoocécidies.

D'autres espèces sont préférentiellement attirées par des odeurs émises par le milieu dans lequel vit l'hôte ou la proie, leur présence n'étant alors pas nécessaire. Ce chimiotropisme qui s'exerce parfois uniquement au moment de la maturité sexuelle conduit à des écarts importants dans le taux de parasitisme d'un phytophage déterminé en fonction de la plante qu'il colonise (Monteith, 1956) et même exclut toute attaque sur certaines plantes. Des espèces affines d'Hyménoptères peuvent à cet égard présenter des différences comportementales considérables (cas des *Aphytis* associés à *Aonidiella aurantii* : Smith, 1957).

La découverte et la prise de possession de l'hôte.

Pour beaucoup de prédateurs, la recherche de la proie se fait plus ou moins au hasard et sa découverte ne met en jeu aucun mécanisme précis ; le réflexe de capture est souvent déclenché à très faible distance en réponse à un mouvement, à certaines caractéristiques de forme et de taille d'ailleurs assez peu précises ; parfois c'est seulement la rencontre accidentelle avec l'objet qui déclenche la réaction de prédation. Toutefois d'autres mécanismes complémentaires tels que le choix du site du dépôt de l'œuf du prédateur (Coccinelles, Syrphes...), la nature et la localisation du dispositif de piégeage (Araignée, Fourmilion...) ou le mode de capture (cas des *Bembex* : Ullyett et De Vries, 1940) vont limiter, parfois de façon draconienne, le spectre des proies susceptibles d'être capturées, spectre qui est souvent beaucoup plus réduit que celui des proies capables de répondre aux exigences nutritionnelles.

En ce qui concerne les parasites, c'est un sens chimique particulièrement sélectif qui est le plus fréquemment invoqué dans les processus de sélection et de colonisation de l'hôte : repérage des traces olfactives laissées sur le substrat par l'hôte au cours de ses déplacements, excrétats sortant des galeries de larves mineuses, odeur propre des insectes (le fait d'imprégner un substrat avec l'hémolymphe d'un hôte spécifique suffit parfois à induire le réflexe de ponte) ; souvent l'entomophage a également la faculté de distinguer des hôtes déjà visités ou parasités par d'autres individus de la même espèce ou d'espèces différentes. A côté des récepteurs antennaires, les récepteurs de la tarière jouent certainement un rôle très important dans la discrémination des hôtes sains (Van Lenteren et Bakker, 1972) et surtout dans les processus qui conduisent à l'insertion de l'œuf au niveau d'organes internes ou externes extrêmement précis ou dans des larves d'endoparasites primaires. Des stimulis visuels ou tactiles interviennent également notamment dans le choix d'individus de taille élevée pour la ponte d'œufs diploïdes à descendance femelle (Aubert 1958, Onillon 1967) et des stimulis mécaniques ou acoustiques ont été mis en cause dans le repérage des larves endophytes et xylophages.

En fait si l'on excepte quelques travaux d'olfactométrie (Thorpe et Jones, 1937) et l'analyse des facteurs de sélection de l'hôte chez *Trichogramma evanescens* due à Salt (1935) rares sont les études précises qui ont été entreprises en vue de la détermination des divers stimulis significatifs. D'ailleurs de telles recherches, pour être valables, devraient être nécessairement précédées d'une caractérisation minutieuse des diverses séquences du rituel de ponte. Si l'on en juge par les observations encore fractionnaires réalisées sur *Trichogramma* par Salt (1935), sur *Tetrastichus upis* par Onillon (1967) et

sur *Microctonus* par nous-mêmes, il convient de distinguer généralement cinq à six séquences distinctes et successives à savoir : la découverte de l'hôte — la prospection externe de l'hôte — le déclenchement du réflexe postural — l'insertion de l'oviscapte (avec éventuellement injection de venin paralysant) — le dépôt de l'œuf qui dans le cas des endoparasites peut être précédé d'une prospection interne de l'hôte. Chacune de ces séquences, de durée variable selon les espèces, est certainement déclenchée par un évocateur ou un groupe d'évocateurs particulier.

Au cours du déroulement de ce processus comportemental plus ou moins complexe un certain nombre de facteurs peuvent s'opposer au succès de l'opération. Il y a d'abord divers obstacles mécaniques, tels que l'épaisseur des tissus végétaux protégeant des insectes endophytes et surtout la dureté des téguments de l'hôte, qui arrêtent la pénétration de l'oviscapte, voire même la composition du milieu intérieur qui peut inhiber l'émission de l'œuf. Enfin on a signalé maintes fois des réactions de défense de l'hôte qui réussit à s'échapper ou même attaque l'entomophage et arrive, soit à le tuer, soit à endommager sa tarrière. Enfin, même si la ponte a lieu, notamment dans le cas d'ectoparasites larvaires, l'œuf peut être ultérieurement éliminé pour peu que l'hôte mue avant l'éclosion de l'entomophage (Biliotti, 1958 ; Cayla, 1963).

Adéquation de l'hôte.

Une fois que l'œuf se trouve définitivement installé au voisinage d'un substrat alimentaire, encore faut-il que ce dernier assure un développement satisfaisant de l'entomophage ce qui implique la couverture de divers besoins qui ne sont pas tous nécessairement d'ordre nutritionnel.

Tout d'abord, il convient de se rappeler que, pour les endoparasites, l'hôte ne constitue pas seulement un aliment mais également un habitat. De nombreux travaux tels ceux de Vœgele (1969) sur les *Asolcus* ou de Mlle Hawlitzky sur *Phanerotoma testaceipes* montrent la précision et la complexité des relations entre l'ontogenèse des deux antagonistes, relations qui ont simplement pour but d'assurer les conditions nécessaires à une bonne exploitation de l'hôte par des parasites embryonnaires ou ovolarvaires. Biliotti (1958) rappelle que, pour certains Tachinaires, on rencontre, au cours du développement larvaire, une succession plus ou moins complexe de phases de vie libre, de vie à l'intérieur d'un organe ou d'un tissu déterminé et de vie à l'intérieur d'une gaine développée sur un soupirail cutané ou trachéen secondaire.

Ainsi, à chaque étape de la vie endoparasitaire, peut correspondre des exigences particulières et assez strictes sur le plan chorologique. Divers auteurs ont attribué à des caractéristiques physiques (consistance, pH) ou chimiques (oxygénation, présence d'alcaloïdes végétaux ingérés par l'hôte) du milieu intérieur, la mort prématurée de l'entomophage. Sur le plan des échanges respiratoires, la cicatrisation rapide de la cheminée forée par la larve de Tachinaire peut également expliquer l'inadéquation de certains hôtes (Mesnil et d'Aguilar, 1945). Dans la mesure où la nymphose de l'entomophage a lieu à l'intérieur de l'hôte, la cavité doit être généralement dépourvue d'humidité et de toute substance septique ; ces conditions supposent une exploitation totale des tissus internes de l'hôte par la larve du parasite, ce qui n'est pas toujours réalisé sur des hôtes de grande taille (Salt, 1935 ; Biliotti *et al.*, 1968). Par ailleurs, la dureté des restes tégumentaires de l'organisme consommé rend parfois impossible l'éclosion du parasite adulte.

Dans l'état actuel de nos connaissances qui sont encore davantage basées sur des faits d'observation que sur une expérimentation rigoureuse, il est souvent difficile de faire la distinction entre facteurs chorologiques et facteurs strictement nutritionnels. En ce qui concerne ce dernier point, il est généralement admis que les parasites peuvent supporter de très grandes variations d'amplitude dans la quantité d'aliments ingérés qu'il s'agisse d'espèces solitaires (Delobel, 1970) ou qu'il s'agisse d'espèces grégaires (Bouletreau et David, 1967). Tout au plus constatera-t-on entre certaines limites très élastiques, une variation notable de la taille de l'adulte et éventuellement, en corrélation, une diminution de la fécondité. Sur le plan qualitatif, il faut bien reconnaître que nos connaissances des besoins nutritionnels sont nettement moins avancées que dans le cas des phytophages en dépit de leur très grand intérêt pratique, notamment pour la mise au point de techniques de production industrielle de ces organismes. Pour les parasites, mis à part quelques espèces à tendance nettement saprophage que l'on a pu éventuellement élever sur milieu artificiel ou synthétique, l'approche est très difficile. Elle est d'autant plus compliquée que souvent les exigences évoluent avec l'ontogenèse ; ainsi chez beaucoup d'Hyménoptères, après un stade larvaire initial où l'alimentation semble se faire essentiellement aux dépens du liquide sanguin, éventuellement par ingestion orale mais peut être également par osmose, on trouve un ou plusieurs stades intermédiaires consommant principalement des éléments figurés de l'hémolymphe puis une étape ultime où doit se produire une exodigestion par attaque enzymatique brutale et totale de tous les organes internes. Dans certains cas, comme celui des *Microctonus* parasites embryonnaires, aucune ponction ne s'exerce, par contre, directement aux dépens de l'hôte, l'entomophage consommant essentiellement les cellules de sa propre séreuse embryonnaire qui subissent une croissance hypertrophique (Jourdheuil, 1960). Par ailleurs, très souvent, l'ingestion n'est pas suivie immédiatement de la digestion, celle-ci se poursuivant après la phase de consommation (stade prépupal) ; de ce fait, des accidents de développement apparaissant seulement à ce stade peuvent éventuellement traduire une inadéquation nutritionnelle de l'hôte (Salt, 1937).

En fait, les recherches actuellement entreprises, d'une part, par Mlle Hawlitzky visant à caractériser sur le plan histochimique et histopathologique les modalités de l'action trophique des entomophages et, d'autre part, par MM. Delobel et Bonnot ayant pour but d'établir les corrélations entre les disponibilités métabolitiques du milieu intérieur de l'hôte et l'équipement enzymatique du parasite constituent certainement deux voies de recherches nouvelles et complémentaires susceptibles de faire rapidement progresser nos connaissances dans ce domaine. Il a pu être déjà montré que les stades précoces de *Phyxe caudata*, faute d'un équipement enzymatique adapté ne peuvent exploiter que les acides aminés et non les protéines complexes ce qui certainement limite leurs possibilités de survie à certaines phases de la vie de l'hôte (Delobel et Bonnot, 1971).

Pour que des besoins chorologiques et nutritionnels aussi précis puissent être satisfaits au cours des diverses étapes de l'ontogenèse de l'entomophage, il convient non seulement que l'œuf de ce dernier soit déposé à un stade défini du cycle de l'hôte mais qu'ensuite, puissent éventuellement se réaliser des ajustements entre le rythme de développement des deux antagonistes. Divers auteurs (Klomp, 1958 ; Biliotti, 1958 ; Benassy, 1961 ; Jourdheuil, 1960 ; Maslenikova, 1959-1961) ont effectivement montré que la durée de certains stades de vie endoparasitaire, notamment du stade L_1, pou-

vaient être extrêmement plastiques et dépendaient étroitement de l'état physiologique de l'hôte (manifestation ou non d'une diapause, apparition d'un stade précis du développement). Les travaux récemment réalisés par Mme Cals (1972) et Nenon (1972) prouvent d'ailleurs que la croissance de ces entomophages est souvent largement tributaire de l'activité endocrinienne de l'hôte et qu'en culture *in vitro*, le déclenchement de la mue ou la survie ne peuvent être obtenus que par adjonction d'une ou plusieurs hormones en quantités définies.

Pour ce qui est des facteurs de spécificité des endoparasites une attention particulière a été consacrée à diverses réactions immunitaires de l'hôte, notamment aux phénomènes d'enkystement dus à une rapide aggrégation hémocytaire autour des œufs ou des larves d'Hyménoptères ou de Tachinaires (Schneider, 1950 ; Biliotti et Vago, 1961 ; Salt, 1963). Il s'agit d'un phénomène qui a été très souvent signalé en relation avec des essais de colonisation d'hôtes atypiques mais qui peut néanmoins se produire sur des hôtes naturels, même lorsque les espèces entomophages ont un régime monospécifique (Jourdheuil, 1961 ; Muldrew, 1953 ; Turnbull et Chant, 1961). Depuis fort longtemps, le rôle effectif de telles réactions comme facteur de mortalité embryonnaire et larvaire est fort controversé. Pour certains auteurs, le succès de l'enkystement traduit simplement un état d'affaiblissement et de mauvaise adaptation du parasite qui, même non encapsulé, est inéluctablement voué à la mort. Pour d'autres au contraire, il s'agit d'une cause primaire de mortalité, c'est-à-dire d'un facteur important de sélection trophique et d'une cause non négligeable d'inefficacité de certains entomophages dans le milieu naturel. Il est apparu récemment que d'autres mécanismes antigéniques pouvaient être également mis en cause (Jenkins, 1963).

Si dans le cas des prédateurs les mécanismes chorologiques, endocrinologiques ou immunitaires d'adéquation du milieu alimentaire ne doivent généralement pas être pris en considération, il subsiste néanmoins le problème de sa valeur nutritionnelle, d'autant que, dans la plupart des cas, à la consommation larvaire s'ajoute une consommation imaginale très importante. Divers auteurs notamment Canard (1970) pour les Chrysopides, Iperti *et al.* (1972) pour les Coccinelles ont montré que parmi les différentes proies aphidiennes normalement acceptées, certaines s'avéraient impropres voire même toxiques, leur ingestion continue s'accompagnant d'une baisse souvent catastrophique du potentiel biotique (taux de survie, rapidité de développement, fertilité, fécondité) ; fait assez curieux, chez certains Chrysopes, c'est essentiellement le pouvoir fécondant des mâles et non le potentiel de reproduction de la femelle qui est affecté (Canard, 1970). Un phénomène analogue a d'ailleurs été mis en évidence par Etienne (1972) sur le Tachinaire *Lixophaga diatraeae* mais celui-ci ne s'est manifesté qu'après élevage de plusieurs générations successives sur un hôte de substitution ce qui montre que l'inadéquation d'un aliment peut éventuellement se traduire par des effets très subtils et à long terme comme cela a déjà été montré chez les phytophages.

Les limites de la spécificité

La caractérisation des degrés de spécificité.

Tout le monde s'accorde à reconnaître que, d'une façon générale, les parasites ont un degré de spécificité alimentaire beaucoup plus large que celui des prédateurs

bien qu'il existe de notables exceptions. Ainsi pour le Tachinaire, *Compsilura concinnata*, Thompson cite deux cent trois espèces hôtes appartenant à cent trente-trois genres de vingt-quatre familles de Lépidoptères et d'une famille d'Hyménoptères *Tenthredinidae* alors que certaines Coccinelles, telle *Cryptognalha nodiceps*, ne semblent utiliser qu'une espèce de proie, en l'occurrence *Aspidiotus destructor*.

En ce qui concerne les prédateurs qui consomment immédiatement leur proie après l'avoir capturée, il est souvent difficile d'établir un bilan qualitatif et quantitatif précis de la prédation. Pendant fort longtemps, l'observation directe a constitué la seule méthode d'étude, évidemment très aléatoire parce que limitée dans le temps et dans l'espace. Dans certains cas, il est possible d'avoir recours à des contrôles indirects liés à des particularités éthologiques telles que le transport de proies ou de débris de proies au nid (Torossian et Peponnet, 1968), ou à des particularités anatomiques telle que la rétention de fragments relativement importants, donc caractérisables, des proies consommées au niveau des voies digestives (Cornic, 1970). Mais lorsqu'il y a exodigestion ou simple aspiration des fluides corporels de l'organisme consommé, une telle approche est impossible. Les méthodes chromatographiques et sérologiques telles qu'elles sont actuellement mises en œuvre par Riom peuvent s'avérer d'un grand secours encore qu'il soit nécessaire d'en préciser davantage les possibilités et les limites. Il est également envisageable de recourir à des études d'écologie quantitative et notamment à des analyses de corrélation entre l'enrichissement ou l'appauvrissement, artificiel ou naturel, du milieu en un prédateur déterminé et les fluctuations du niveau de populations des proies potentielles. Cette approche, tentée notamment par Iperti et Lyon pour les aphidiphages en verger, suppose d'une part que l'on mette au point des méthodes d'échantillonnage rigoureuses et fiables, d'autre part que le nombre de facteurs de variation de l'écosystème soit extrêmement réduit. Elle est plus spécialement valable dans les conditions particulières utilisées par les anglo-saxons pour la prédation des Aphides, à savoir sur des microparcelles relativement isolées (cages par exemple) et avec une unité biocénotique élémentaire constituée par quelques antagonistes. En fait, il faut se méfier de toute méthode par trop contraignante conduisant à une simplification ou une artificialisation trop poussée des rapports prédateurs-proies car, avec ou même sans effet additif du jeûne, il est très facile d'obtenir un élargissement considérable et totalement aberrant du spectre d'alimentation, ce qui interdit d'ailleurs la plupart des tests de laboratoire. En conclusion, il convient de reconnaître que, pour ce type d'entomophage, un effort sérieux est à entreprendre sur le plan méthodologique car faute d'une estimation valable de la prédation, une partie souvent déterminante des mécanismes biotiques de régulation des populations échappe à notre investigation et interdit toute conception rationnelle de l'aménagement d'une agrobiocénose.

Pour ce qui est des parasites, l'approche paraît beaucoup plus aisée dans la mesure où il y a une contiguïté quasi permanente entre consommateur et consommé et où divers symptômes particulièrement évidents permettent d'établir une relation de cause à effet entre les deux antagonistes. C'est pourquoi une documentation volumineuse a pu déjà être rassemblée sur le degré de spécificité de nombreuses espèces, notamment de celles associées à des insectes d'intérêt appliqué (Thompson, 1943 à 1965). Toutefois du fait de leur extrême mobilité, beaucoup d'entomophages ne limitent pas leur activité à telle ou telle agrobiocénose mais prospectent également d'autres milieux, notamment des milieux sauvages dont il est impossible de définir à priori

l'étendue et la diversité. Les travaux entrepris d'une part par Demolin et Du Merle sur la biocénose de la Processionnaire, d'autre part par Delanoue et Arambourg sur la Mouche de l'Olive montrent que la survie de beaucoup d'entomophages est conditionnée par de larges échanges avec d'autres insectes hôtes dont la liste est loin d'être actuellement exhaustive.

Le problème est encore compliqué par le manque de systématiciens qualifiés et l'insuffisance des méthodes généralement utilisées en taxonomie (Biliotti, 1961).

Tout d'abord, les ressources de la systématique classique sont très mal exploitées : les descriptions d'espèces entomophages ont été faites souvent sur des bases non comparatives si bien que des caractères utilisés ont une valeur très imprécise sinon douteuse. On manque de collections de référence. Enfin peu de travaux ont été consacrés à la variabilité morphologique intraspécifique (pigmentation, taille, brachyptérisme, dimorphisme sexuel). De ce fait, une même espèce est souvent identifiée sous plusieurs noms selon son origine géographique, l'hôte dont elle est issue et même le déterminateur auquel elle est adressée. Un gros effort de révision est actuellement entrepris sous l'égide de l'O.I.L.B. mais, faute de moyens matériels et humains, il risque d'être long et partiel.

Fait plus important, il s'avère que les limites de la systématique linnéenne sont souvent insuffisantes pour rendre compte du degré de spécialisation des relations hôte-parasite et il n'est pas exagéré d'attribuer une partie importante des échecs en lutte biologique à une identification insuffisamment précise du matériel introduit ou multiplié. Depuis quelques décennies, à l'instigation notamment de Thorpe (1940), on s'est efforcé d'exploiter et d'associer divers critères susceptibles de servir de base à une nouvelle systématique.

Dans le domaine morphologique, cette tendance s'est caractérisée par l'emploi de moyens optiques de plus en plus perfectionnés, y compris la microscopie à balayage qui a permis récemment à Rosen (1972) de faire des progrès décisifs dans l'étude du complexe générique des *Aphytis*, mais il faut toutefois reconnaître que le recours à une technique aussi lourde et aussi coûteuse ne peut être appliquée à tous les cas. Limitées tout d'abord à la morphologie externe des stades imaginaux, les descriptions s'appuient de plus en plus sur d'autres caractères de l'adulte (spermathèque) ou sur la morphologie des autres stades de développement, voire même sur certains effets très spécifiques du parasite sur l'hôte tels que des réactions pigmentaires (Vœgele, 1962).

Mais on peut également envisager de faire appel, du moins comme complément, à toute une série d'autres techniques telles que la biométrie, la cytogénétique (*Chilochorus* : Smith, 1949), la sérologie et la chromatographie et surtout à des critères exploitant l'extrême diversité des caractères biologiques et éthologiques des entomophages : mode de reproduction, potentiel biotique, répartition géographique, interfécondité, comportement tant en laboratoire qu'en plein champ vis-à-vis d'une série d'hôtes différentiels.

C'est à partir de telles méthodes d'observation utilisées systématiquement ou fortuitement au cours d'opérations de lutte biologique que l'on a été amené à constater l'existence de nouvelles entités biologiques au sein des espèces linnéennes classiques.

Dans des espèces ou des genres aussi différents que *Prospaltella perniciosi*, *Trichogramma minutum*, *Aphytis* sp., *Signiphora* sp. on a pu ainsi distinguer l'existence de lignées bisexuées et de lignées parthénogénétiques qui dans certains cas correspon-

dent essentiellement à des phénotypes mais, dans d'autres, représentent de vraies espèces isolées sexuellement et à biologie distincte (De Bach, 1969).

Un autre problème connexe est celui des « sibling species » ou espèces jumelles, constituant, dans l'état actuel de nos moyens d'investigation, des groupes de populations naturelles morphologiquement identiques mais isolés sexuellement. Le cas est particulièrement fréquent dans le genre *Aphytis* (groupe *proclia*, *lingnanensis*, *mytilaspidis*) : des essais systématiques d'hybridation, d'élevage sur hôtes différentiels, des études sur la répartition spatiale, l'utilisation de la microscopie à balayage ont permis de réaliser d'énormes progrès dans la distinction et la caractérisation des différents taxons qui parfois s'élèvent à plusieurs dizaines au sein d'un seul groupe (De Bach, 1969 ; Rosen, 1972). Des résultats analogues ont été obtenus avec le complexe des *Asolcus* (Vœgele, 1961 à 1965 ; Viktorov, 1964).

Mais les subdivisions sont parfois encore plus nuancées. C'est ainsi que les auteurs américains utilisent également le terme de « semi species » pour définir des populations qui sont isolées géographiquement mais au moins partiellement hybridables et qui constituent en fait des homologues écologiques. A ce groupe appartiennent notamment diverses souches d'*Aphytis lingnanensis* originaires de différentes parties du monde ; il existe également une souche japonaise et une souche chinoise de *Comperiella bifasciata*, la première étant étroitement spécifique d'*Aonidiella aurantii*, la seconde pouvant également s'attaquer à *Aonidiella citrina* (Smith, 1942).

Il n'est pas rare qu'une étude très poussée conduise à la mise en évidence de différences encore plus subtiles au sein des populations naturelles et aboutisse à la caractérisation de races géographiques biologiques et physiologiques. Parmi des espèces oligophages ou monophages telles *Prospaltella perniciosi*, *Aphytis proclia*... aussi bien que chez des espèces relativement polyphages telles les *Trichogramma*, il a été ainsi possible de distinguer divers écotypes, parfois au nombre de plusieurs dizaines, présentant soit une rusticité, un potentiel biotique ou un mode de reproduction différent, soit une aptitude à coloniser préférentiellement tel ou tel hôte, soit une adaptation à des conditions climatiques définies (races « sèches » et races « humides » des anglo-saxons), soit une faculté de provoquer ou non des phénomènes d'enkystement (De Bach, 1958 ; Choumakova, 1968 ; Chepetelnikova, 1968 ; ...).

Il est certain que de tels phénomènes doivent être assez fréquents et c'est essentiellement le manque d'études qui limite actuellement le nombre des exemples. Il convient de reconnaître qu'il s'agit de recherches longues et coûteuses mais leurs résultats peuvent avoir une importance capitale sur le plan appliqué. C'est ainsi qu'une analyse insuffisante du complexe d'*Aphytis lingnanensis* a retardé de 16 ans le succès de son acclimatation aux Etats-Unis contre le Pou Rouge. C'est pour des raisons analogues que l'emploi à grande échelle des *Trichogramma* en U.R.S.S. entrepris depuis la première guerre mondiale a donné des résultats médiocres jusqu'à un passé récent.

La plasticité de la spécificité alimentaire.

Certains auteurs ont été tentés de renforcer le degré de spécialisation manifesté par certaines souches en effectuant au laboratoire une sélection continue par rapport à un facteur déterminé. C'est ainsi que l'on a pu constituer diverses lignées artificielles capables de présenter, par rapport aux lignées naturelles, soit un potentiel biotique plus élevé, soit une meilleure adaptation aux conditions climatiques extrêmes, soit

une action plus sélective à l'égard de tel ou tel hôte, soit enfin une tolérance plus grande à l'égard de divers pesticides (Messenger et Van Den Bosch in Huffaker, 1971). Toutefois, il convient de reconnaître que l'on s'est très rarement intéressé au devenir de ces souches lorsqu'elles sont éventuellement lâchées dans les cultures.

Or, dans le milieu naturel, on assiste également, surtout à la suite d'introductions d'entomophages dans de nouveaux habitats, à la genèse de lignées qui plus ou moins rapidement présentent des caractères différents de ceux de la population d'origine. Parmi les adaptations les plus fréquemment observées, citons des changements morphologiques (*Aphidiidae* : Mackauer, 1972) un accroissement progressif ou brutal de l'aptitude à exploiter un hôte naturel (*Macrocentrus ancylivorus* aux E. U., *Phanerotoma testaceipes* au Mont Boron). Ces modifications ne sont pas toujours bénéfiques pour l'espèce considérée ; c'est ainsi qu'en Amérique du Nord, après avoir constaté une rapide multiplication d'*Aphidius smithi* de 1965 à 1967, on a enregistré ensuite une chute rapide des populations et leur quasi-disparition dans les zones colonisées sans que l'on puisse actuellement en préciser la cause. Le même phénomène s'est produit, il y a une dizaine d'années, au Manitoba, avec *Mesoleius tenthredinis* introduit au début du siècle en vue de la lutte contre *Pristophora erichsoni* mais, dans ce cas, il a été établi que cette régression était liée à l'apparition de phénomènes d'enkystement (Muldrew, 1953 ; Turnbull et Chant, 1961). Inversement d'ailleurs, un autre parasite *Bathyplectes curculionis* inféodé à l'origine à *Hypera postica* mais qui s'est adapté à *Hypera brunneipennis* lorsqu'il a été introduit dans le sud de la Californie, a été au départ l'objet de réactions d'encapsulation sur ce dernier hôte, réactions qui se sont progressivement atténuées (Salt et Van Den Bosch, 1967).

Il est probable que les mécanismes génétiques ne doivent pas à eux seuls rendre compte de tous les aspects adaptatifs du régime alimentaire. Tout d'abord, ainsi que le soulignent Messenger et Van Den Bosch (in Huffaker, 1971), la variation des performances peut dans un certain nombre de cas être simplement liée aux particularités de telle ou telle situation écologique. Pour revenir aux phénomènes d'enkystement, par exemple, Biliotti et Desmier (1972) ont récemment montré que, dans certains hôtes, leur manifestation était essentiellement liée aux conditions thermiques ambiantes.

Mais même en faisant abstraction du milieu global et en ne s'intéressant qu'aux interactions hôte-parasite ou prédateur-proie, on peut se demander si des mécanismes non héréditaires n'interviennent pas dans la modification du régime alimentaire. Les expériences déjà anciennes de Thorpe et Jones (1940) avaient déjà attiré l'attention sur le rôle éventuel du conditionnement et notamment du conditionnement olfactif. On sait également que certains prédateurs polyphages restreignent presque exclusivement leur alimentation à une proie déterminée lorsqu'elle devient temporairement abondante. Plus original encore est le cas du parasite d'Aphide, *Aphelinus asychis*, étudié par Mlle Michel (1967) : cette espèce est susceptible de s'attaquer à des espèces très diverses de Pucerons mais lorsqu'elle est élevée pendant quelques générations aux dépens d'une espèce déterminée, elle manifeste alors une nette préférence pour cette dernière et, si elle est alors mise en présence exclusive d'un autre Aphide, on constate une très nette réduction de sa fécondité qui toutefois se rétablira à son niveau antérieur au bout de quelques générations.

Il convient de reconnaître que, dans ce domaine également, on s'est jusqu'alors contenté d'enregistrer des faits mais les mécanismes qui conduisent à une telle plasticité écologique n'ont pratiquement pas été étudiés. Il serait en particulier hautement

souhaitable que puissent se développer des recherches sur la génétique des populations de façon à permettre une rationalisation de la politique d'introduction des entomophages (choix des souches, dimension des échantillons...) et une analyse plus approfondie des causes de succès ou d'échec des tentatives d'acclimatation dans l'esprit des études récemment conduites par Pimentel et Al-Hafidh (1965).

Le problème particulier des élevages en insectarium.

Etant donné l'extrême diversité systématique des insectes entomophages, la lutte biologique à l'aide de ces organismes pourrait théoriquement être appelée à un essor considérable pour peu que l'on arrive à mettre au point des méthodes de production peu coûteuses et facilement industrialisables ce qui permettrait de multiplier les essais d'acclimatation et de généraliser les traitements par lâchers inondatifs.

Si l'on admet le caractère encore prospectif des élevages réalisés directement sur milieu artificiel ou synthétique, la solution actuelle se limite à l'emploi d'hôtes de substitution, c'est-à-dire d'organismes qui ne sont pas des aliments naturels de l'entomophage mais qui sont plus facilement manipulables que ces derniers.

Etant donné l'extrême précision des mécanismes éthologiques et physiologiques intervenant dans la spécificité alimentaire, on peut se demander si une telle orientation de recherche est susceptible d'offrir de larges possibilités d'exploitation.

Dans le cas de nombreux prédateurs où le facteur limitant le spectre des proies potentielles est essentiellement de nature écologique (découverte de l'habitat), le problème semble assez facile à résoudre. Des élevages massifs de Chrysopides ont été ainsi mis au point depuis de nombreuses années sur insectes des denrées. De nombreux prédateurs polyphages tels que les Cantharides, Carabiques, *Syrphidae*, ont été élevés sur des milieux très divers et souvent banaux ; même des espèces de consommateurs plus spécialisés tels que des *Anthocoridae*, *Miridae*, *Coccinellidae* sont actuellement multipliés de façon continue sur des proies fort différentes de leur milieu naturel (œuf d'*Anagasta kühniella* au lieu d'Aphides ou de Coccides : Daumal, 1968 ; Biliotti et Daumal, 1969 ; Iperti, Brun et Daumal, 1972), voire même sur des milieux artificiels (cas des *Elatophilus* : Riom).

Le problème semble apparemment plus complexe quand on s'adresse à des parasites et notamment à des espèces oligophages. En fait on peut énumérer de nombreux exemples de réussites basées principalement sur l'utilisation d'insectes des denrées (Simmonds in Smith 1966). Pour ne citer que les acquisitions récentes obtenues en France, nous signalerons, pour les Hyménoptères, l'élevage de *Phanerotoma testaceipes* parasite de la Teigne de la Caroube et de *Chelonus eleaphilus* parasite de la Teigne de l'Olivier sur *Anagasta kühniella* (Biliotti, Daumal, 1969 ; Arambourg, Pralavoro, Chabot, 1970) celui d'*Ageniaspis fuscicollis* var. *praysincola* parasite de la Teigne de l'Olivier sur Teigne du Poireau et des Crucifères (Arambourg et Pralavorio 1972) ; pour les diptères Tachinaires, l'élevage du *Phryxe caudata* parasite de la Processionnaire du Pin et de *Pales pavida* parasite de la Processionnaire du Chêne sur *Galleria mellonella* (Delobel, 1970) *, de *Microphtalma europaea* sur le Scarabeide *Protaetia fusca* (Cochereau 1970).

---

* Biliotti, Desmier, 1972.

Ces résultats obtenus avec des espèces entomophages fort différentes les unes des autres, la plupart considérées comme monophages, semblent montrer que l'on a peut-être surestimé jusqu'alors le rôle des mécanismes physiologiques et éthologiques dans les processus de sélection alimentaire, qu'il est possible d'obtenir assez facilement des adaptations à condition toutefois de choisir comme hôte de substitution des espèces relativement affines sur le plan systématique et que, même chez les parasites, les facteurs qui conduisent à la rencontre du consommateur et du consommé jouent certainement un rôle très important dans la limitation du nombre des hôtes potentiels.

En revanche, les conditions artificielles qui permettent en insectarium une modification ou un élargissement du régime alimentaire ne sont pas toujours favorables à une bonne exploitation ultérieure du milieu naturel par les entomophages. Souvent l'auxiliaire est produit à partir d'un stock initial prélevé en un point particulier et constitué de quelques individus tout au plus de quelques dizaines ; ensuite il sera élevé, souvent pendant de très nombreuses générations successives :

1) dans des conditions climatiques (température, hygrométrie photopériode, qualité et intensité de la lumière) qui sont très éloignées, tant par leur caractéristique moyenne que par leur amplitude de variation, de celles de l'habitat naturel ;

2) en étroite et permanente coïncidence spatiale et temporelle avec son hôte ou sa proie sans qu'il ait à exercer ses facultés de recherches et une activité locomotrice importante ;

3) en présence exclusive d'un hôte ou d'un substrat alimentaire qui, d'une part, est toujours surabondant et, d'autre part, présente des caractéristiques morphologiques, biologiques, éthologiques et physiologiques souvent fort éloignées de celles de l'hôte naturel.

Compte tenu de la très rapide faculté d'adaptation manifestée par certains entomophages à divers facteurs du milieu, plusieurs chercheurs ont craint que de telles souches soient rapidement domestiquées, c'est-à-dire sélectionnées par rapport à telle ou telle caractéristique du milieu d'élevage, caractéristiques qui telles que nous les avons précédemment définies, concourent obligatoirement à un affaiblissement des possibilités d'adaptation dans le milieu naturel (Simmonds in Smith, 1966 ; Mackauer, 1971). Ce problème revêt une importance toute particulière lorsque l'élevage est destiné à des lâchers inondatifs dont on attend une action de choc immédiate.

En fait, faute de méthode appropriées notamment à l'étude de l'éthologie imaginale en plein air, il est actuellement très difficile de faire un bilan comparatif et précis de l'efficacité parasitaire ou prédatrice de populations sauvages et « domestiques ».

Toutefois, il serait hautement souhaitable que se développent rapidement nos connaissances sur la génétique des populations du couple hôte-parasite ou proie-prédateur de façon à adopter des techniques d'élevage et de multiplication permettant de conserver, voire même de renforcer chez l'entomophage certaines aptitudes essentielles lui permettant de vaincre la résistance du milieu naturel, aptitudes qui seront éventuellement différentes selon l'espèce considérée et selon les conditions d'utilisation.

Reçu pour publication en juillet 1978.

Références bibliographiques

ARAMBOURG Y., PRALAVORIO R. CHABOT B., 1970. Possibilités d'élevage d'*Ageniaspis fuscicollis praysincola* Silv. parasite de *Prays oleae* Bern. (Lep. *Hyponomeutidae*) sur un hôte de remplacement. *Ann. Zool. Ecol. anim.* **2,** 657-658.

AUBERT J. F., 1958. Biologie de quelques *Ichneumonidae Pimplinae* et d'une espèce trimorphique du groupe de *Gelis corruptor* Foerst. avec révision des travaux concernant la théorie de Dzierzom. *Thèse Fac. Sc. Paris, sér. A,* n° 3237.

BENASSY C., 1961. Contribution à l'étude de l'influence de quelques facteurs écologiques sur la limitation des pullulations de Cochenilles Diaspines. *Ann. Epiphyties,* **12,** 157 p.

BILIOTTI E., 1958. Eléments de la spécificité parasitaire chez les Tachinaires. *Proc. Xth Int. Cong. Entomol.,* Montréal, 1956, 4, 751-775.

BILIOTTI E., 1958*b*. Vie endoparasitaire et diapause chez le Diptère entomophage *Carcelia processionea* Ratz. *C. R. Acad. Sc. Paris,* 246, 181-183.

BILIOTTI E., 1958*c*. Réaction de l'hôte au parasitisme par les larves de Tachinaires. *C. R. Acad. Sc. Paris,* 247, 1241-1243.

BILIOTTI E., 1961. Les problèmes de systématique dans les recherches écologiques sur les insectes entomophages. *Entomophaga,* **6,** 2, 117-123.

BILIOTTI E., DAUMAL J., 1969. Biologie de *Phanerotoma flavitestacea* Fischer (*Hymenoptera, Braconidae*). Mise au point d'un élevage permanent en vue de la lutte biologique contre *Ectomyeloïs ceratoniae* Zell. *Ann. Zool. Ecol. Anim.,* **1,** 4, 379-394.

BILIOTTI E., DAUMAL J., HAM R., 1971. Quelques aspects de la spécificité parasitaire: le parasitisme de *Galleria mellonella* L. (Lep. *Pyralidae*) par *Phanerotoma flavitestacea* Fis. (Hym. *Braconidae*) et *Phryxe caudata* Rond. (Dipt. *Tachinidae*). *Proc. XIIIth. Cong. Int. Entomol. Moscou,* 1968, **2,** 130-131.

BILIOTTI E., DESMIER DE CHENON R., 1971. Le parasitisme de *Pales pavida* Meig. (Dipt. *Tachinidae*) sur *Galleria mellonella* L. (Lep. *Galleriidae*). Mise au point d'un élevage permanent en laboratoire. *Ann. Zool. Ecol. anim.,* **3,** 3, 361-371.

BILIOTTI E., VAGO C., 1961. Caractères de l'enkystement des larves de *Tachinidae* dans les chenilles de Lepidoptères. *C. R. Acad. Sc. Paris,* **252,** 3330-3332.

BONNOT G., DELOBEL B., 1970. Etude de la nutrition azotée de *Phryxe caudata* R. Tachinaire parasite de *Thaumetopoea pityocampa*. I. — Comparaison des amino-acidémies de deux hôtes possibles *Thaumetopoea pytiocampa* et *Galleria mellonella* à différents stades physiologiques. *Ann. Zool. Ecol. Anim.* **2,** 595-605.

BOULETREAU M., DAVID J., 1967. Influence de la densité de population larvaire sur la taille des adultes, la durée de développement, la fréquence de la diapause chez *Pteromalus puparum* (Hym. *Chalcidiens*). *Entomophaga,* **12,** 187-197.

CALS-USCIATI J., 1972. Les relations hôtes-parasites dans le couple *Ceratitis capitata* Wiedemann (*Diptera, Trypetidae*) et *Opius concolor* Szepligeti (*Hymenoptera, Braconidae*). I. — Morphologie et organogenèse de *Ceratitis capitata*. (Développement larvaire et nymphal) et d'*Opius concolor* (Développement embryonnaire et larvaire). *Ann. Zool. Ecol. anim.,* **4,** 4, 427-481.

CANARD M., 1970. Incidences de la valeur alimentaire de divers pucerons (*Homoptera, Aphididae*) sur le potentiel de multiplication de *Chrysopa perla* L. (*Nevroptera, Chrysopidae*). *Ann. Zool. Ecol. anim.* **2,** 3, 345-355.

CARAYON J., STEFFAN J. R., 1959. Observations sur le régime alimentaire des *Orius* et particulièrement d'*Orius palledicornis* (Reuter) (*Heteroptera, Anthocoridae*). *Cah. Naturalistes. Bull. N. P.,* n. s., **15,** 53-64.

CARTON Y., 1971. Biologie de *Pimpla instigator* F. (*Ichneumonidae Pimplinae*). I. — Mode de perception de l'hôte. *Entomophaga,* **16** (3), 285-296.

CARTON Y., 1973. Biologie de *Pimpla instigator* F. (*Ichneumonidae Pimplinae*). II. — Choix d'un emplacement privilégié dans l'hôte pour le dépôt de ses œufs. Mode de localisation. *Entomophaga,* **18,** 1, 25-39.

CARTON Y., 1974. Biologie de *Pimpla instigator* F. (*Ichneumonidae, Pimplinae*). III. — Analyse expérimentale du processus de reconnaissance de l'hôte chrysalide. *Ent. exper. appl.,* **17,** 265-278.

CHEPELTILNIKOVA V. A., 1970. La différenciation intraspécifique de *Trichogramma* et la répartition régionale des espèces et des écotypes pour son utilisation efficace dans la lutte biologique. Colloque franco-soviétique sur l'utilisation des entomophages. Antibes 1968. *Ann. Zool. Ecol. anim.,* n° hors série, 71-76.

COCHEREAU P., 1970. Elevage en Nouvelle-Calédonie de *Microphthalma europaea* E.G.G. (*Diptera, Tachinidae*) sur l'hôte de substitution *Protaetia fusca* (*Coleoptera, Scarabaeidae, Cetoniinae*) *Entomophaga,* **15,** 3, 281-285.

CORNIC J. F., 1970. Etude préliminaire des Carabiques d'un verger de pommiers de la région parisienne. *Thèse 3e cycle, Paris*, 62 p.

DAUMAL J., 1968. Méthode d'élevage de *Cardiasthetus nazarenus* Reuter (Hemip. *Anthocoridae*) aux dépens des œufs d'*Anagasta kuehniella* Z. (*Lepidopt.*. Pyralidae). *Ann. Epiphypies*, **19** (4), 721-726.

DAUMAL J., JOURDHEUIL P., MARRO J. P., 1973. Acclimatation sur la côte méditerranéenne française de *Phanerotoma flavitestacea* Fischer (*Hymenoptera, Braconidae*) parasite d'*Ectomyelcois ceratoniae* Zell. (*Lepid. Pyralidae*). *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **5,** 4, 593-608.

DE BACH P., 1958. Selective breeding to improve adaptations of parasitic insects. *Proc. 10th. Int. Cong. Entomol.*, Montréal 1956, 4, 759-768.

DE BACH P., 1969. Uniparental sibling and semi-species in relation to taxonomy and biological control. *Israël J. Entomol.*, **4,** 11-27.

DELANOUE P., ARAMBOURG Y., 1965. Contribution à l'étude en laboratoire d'*Eupelmus inozonus* (Hym. *Chalcidoidea, Eupelmidae*) *Ann. Soc. Ent. Fr.* NS **1,** 4, 817-843.

DELOBEL P., 1970. *Galleria mellonella* L. hôte de remplacement pour *Phryxe caudata* Rond. (Dipt. *Larvaevoridae*) parasite de *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **2,** 3, 373-379.

DEMOLIN G., 1967. Les Ephippigères Orthoptères *Tettigoniidae*, prédateurs occasionnels mais importants de *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. (*Lepidoptera*). *Entomophaga*, **12,** 399-401.

DIADETCHKO M. D., 1970. Rôle des procédés agrotechniques et agronomiques dans la multiplication naturelle des entomophages. « Coll. Franco-soviétique sur l'utilisation des entomophages » Antibes 1968. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, nº hors série, 39-44.

DOUTT R. L., 1964. Biological characteristics of entomophagous adults (in De Bach « Biological, control of insect pests and weeds ») *Chapman and Hall*, London, 145-167.

ETIENNE J., 1972. *Lixophaga diatraeae* Towns. reared on non-congeneric lepidopterous hosts. *Proc. 14th. Cong. ISSCT*, 496-502.

ETIENNE J., 1975. Action indirecte de l'alimentation larvaire d'un hôte de remplacement (*Galleria mellonella* L. (Lep. *Galleriidae*) sur les possibilités de reproduction d'un insecte entomophage. (*Lixophaga diatraeae* Towns. (Dipt. *Tachinidae*). *C. R. Acad. Sc. Paris*, **281,** D, 1183-1186.

FAUVEL G., 1970. Influence de l'alimentation sur le développement et la reproduction d'*Orius vicinus* Ribaut (Hètéroptére, Anthocoride). Etude des modifications produites par l'alimentation pollinique au niveau du tube digestif. *Thèse Ing. Doc. Montpellier*, 167 p.

FERRAN A., LAFORGE J. P., 1973. L'élevage en laboratoire sur un hôte de substitution de *Phanerotoma flavitestacea* Fl. (Hym. *Braconidae*) récolté dans le milieu naturel. (Conséquence sur le potentiel biotique de l'espèce.) *Entomophaga*, 18, 397-403.

FERRAN A., LAFORGE J. P., 1975. L'alimentation artificielle des larves de la Coccinelle aphidiphage *Adonia* 11 *notata* Schn. (Col. *Coccinellidae*). *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **7** (1), 1-12 ; **7** (3), 311-319.

FRANZ J. M., SZMIDT A., 1960. Beobachtungen beim Züchten von *Perillus bioculatus* (Fabr.) (Heteropt. *Pentatomidae*) einem aus Nordamerika importierten Raüber des Kartoffelkäfers. *Entomophaga*, **5,** 87-110.

GRENIER S., BONNOT G., DELOBEL B., 1974. Définition et mise au point de milieux artificiels pour l'élevage *in vitro* de *Phryxe caudata* Rond. (*Diptera-Tachinidae*). I. — Survie du parasitoïde sur milieux dont la composition est basée sur celle de l'hémolymphe de l'hôte. *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, **6** (4), 511-520.

GRENIER S., BONNOT G., DELOBEL B., 1975. II. — Croissance et mues larvaires du parasitoïde en milieu défini. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **7** (1), 13-25.

HAWLITZKY N., 1970. Etude expérimentale des relations hôtes parasites chez les insectes. I. — Caractères respiratoires et pondéraux des chenilles d'*Anagasta kuehniella* Zell. (*Lepidoptera* : *Pyralidae*), saines ou parasitées par *Phanerotoma flavitestacea* Fish. (Hym. *Braconidae*). *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **2,** 4, 579-593.

HAWLITZKY N., 1972. Transformation anatomique de la membrane d'un Hyménoptère parasite, *Phanerotoma flavitestacea* après l'éclosion. *C. R. Acad. Sc. Paris, D*, 274, 3262-3265.

HAWLITZKY N., BOULAY C., 1974. Localisation et évolution du glycogène chez les larves d'un parasite entomophage *Phanerotoma flavitestacea* Fish. (Hym. Braconidae). *C. R. Acad. Sc. Paris, D*, 279, 1587-1590.

HAWLITZKY N., BOULAY C., 1974. Identification des régimes alimentaires de la larve d'un insecte entomophage, *Phanerotoma flavitestacea* (Hym. *Braconidae*). *Entomophaga*, **19** (4), 395-408.

HERTIG B., SIMMONDS F. J., 1973. A catalogue of parasites and predators of terrestrial arthropods. *Commonwealth Inst. Biol. Control*, 5 vol.

HUCHON H., DEMOLIN G., 1970. La bioécologie de la Processionnaire du pin. Dispersion potentielle. Dispersion actuelle. *Rev. for. Fr.*, 22, nº spécial : « La lutte biologique en forêt », 220-223.

IPERTI G., 1965. Contribution à l'étude de la spécificité chez les principales coccinelles aphidiphages des Alpes-Maritimes et des Basses-Alpes. *Entomophaga*, **10,** 2, 159-178.

IPERTI G., BRUN J., DAUMAL J., 1972. Possibilité de multiplication des coccinelles coccidiphages et aphidiphages (Coleop. *Coccinellidae*) à l'aide d'œuf d'*Anagasta kuehniella* Z. (Lepidopt. *Pyralidae*). *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **4,** 4, 555-567.

JOURDHEUIL P., 1960. Influence de quelques facteurs écologiques sur les fluctuations de population d'une biocénose parasitaire. *Ann. Epiphyties*, **11,** 4, 445-658.

KLOMP H., 1968. On the synchronization of the generations of the Tachinid *Carcelia obesa* Zett (= *rutilla* BB) and its host *Bupalus piniarius* L. Z. *angew Entomol.*, **42,** 2, 210-217.

LABEYRIE V., 1966. Importance de l'intégration des signaux fournis par l'hôte lors de la ponte des Insectes. *L'année psychologique*, **66,** 1, 1-14.

LEWIS W. J., SPARKS A. N., REDLINGER L. M., 1971. Moth odor a method of host finding by *Trichogramma evanescens*. *J. Econ. Entomol.*, **64,** 557-558.

LYON J. P., 1965. Influence de quelques facteurs sur l'expression du potentiel de multiplication des Syrphides aphidiphages. *Ann. Epiphyties*, **16,** 4, 397-398.

MACKAUER M., 1972. Genetic aspects of insect production. *Entomophaga*, **17,** 27-40.

MASLENIKOVA V. A., 1959. The relationship of the seasonal development of *Apanteles glomeratus* L. (*Hymenoptera, Braconidae*) to that of its host *Pieris brassicae* L. (*Lepidoptera, Pieridae*) in different geographical populations. *Rev. Entomol. U.R.S.S.*, **38,** 3, 517-522.

MASLENIKOVA V. A., 1961. Influence des hormones de l'hôte sur la diapause de *Pteromalus puparum*. *Dokl. Akad. Nauk. SSSR*, **139,** 1, 249-251.

MERLE P. du, 1971. Sur quelques facteurs qui régissent l'efficacité de *Villa brunnea* Beck. (Dipt. *Bombyliidae*) dans la régulation des populations de *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. (Lep. *Thaumetopaeidae*). *Ann. Zool. Ecol. anim.*, nº hors série « La lutte biologique en forêt », 57-66.

MERLE P. du, 1969. Le complexe parasitaire hypogé de *Thaumetopoea pityocampa* Schif. (*Lepidoptera*) *Boll. Sc. Plagas for.*, **12,** 23, 1-5.

MESNIL L., AGUILAR J. d', 1945. Parasitisme de *Macquartia grisea* Fall. (Dipt. *Larvaevoridae*) sur le doryphore. *Bull. Soc. Entomol. Fr.*, **50,** 32.

MESSENGER P. S., VAN DEN BOSCH R., 1971. The adaptability of introduced biological control agents in C. B. Huffaker Ed. « Biological Control », *Plenum Press*, New York, 68-92.

MICHEL M. F., 1970. L'adaptation d'*Aphelinus asychis* Walker (Hym. *Aphelinidae*) à certains de ses hôtes naturels (Hom. *Aphididae*). *C. R. Acad. Sc. Paris*, **271,** 2339-2341.

MONTEITH L. G., 1958. Influence of food plant of host on attractiveness of the host to tachinid parasites with notes on preimaginal conditioning. *Can. Entomol.* **90,** 478-482.

MULDREW J. A., 1953. The natural immunity of the larch sawfly (*Pristiphora erichsonii* Htg.) to the introduced parasite *Mesoleius tenthredinis* Morley, in Manitoba and Saskatchewan. *Can. J. Zool.*, **31,** 4, 313-332.

NENON J. P., 1972. Culture in vitro des embryons d'un Hymenoptère endoparasite polyembryonnaire *Ageniaspis fuscicollis* (= *Encyrtus fuscicollis*). Rôle des hormones de synthèse. *C. R. Ac. Sc. Paris, D*, **274,** 3299-3302.

ONILLON J. C., 1967. Contribution à l'étude d'une association parasitaire *Trioza urtica* L. (*Homoptera-Psyllidae*) et son parasite *Tetrastichus upis* Walk. (*Hymenoptera-Chalcidoidea-Tetrastichidae*). *Thèse, spécialité, Toulouse*, 78 p.

PIMENTEL D., AL HAFIDH R., 1965. Ecological control of a parasite population by genetic evolution in the parasite host system. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **58,** 1-6.

REMAUDIERE G., IPERTI G., LECLANT F., LYON J. P., MICHEL M. F., 1973. Bioécologie des Aphides et de leurs ennemis naturels. Application à la lutte intégrée en vergers. *Entomophaga*, mem. H. S. nº 6, 34 p.

RIOM J., GERBINOT B., BOULBRIA A., FABRE J. P., 1971. Eléments de la bioécologie de *Matsucoccus feytaudi* Duc (*Coccoidea, Margarodidae*) et de ses prédateurs dans le Sud-Est et le Sud-Ouest de la France. « La lutte biologique en forêt ». *Ann. Zool. Ecol. anim.*, nº hors série, 153-176.

ROLLEY F., HODEK I., IPERTI G., 1974. Influence de la nourriture aphidienne (selon l'âge de la plante-hôte à partir de laquelle les pucerons se multiplient) sur l'induction de la dormance chez *Semiadalia undecimnotata* Schn. (Coleop. *Coccinellidae*). *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **6,** 1, 53-60.

ROSEN D., DE BACH P., 1974. Biosystematic studies on the species of *Aphytis* (*Hymenoptera* : *Aphelinidae*). *Bull. SROP/OILB* 1974/3, 21-38.

SALT G., 1935. Experimental studies in Insect parasitism. III. — Host selection. *Proc. R. Soc. Lond.*, **117,** 413-435.

SALT G., 1937. The egg parasite of *Sialis lutaria* : a study of the influence of the host upon a dimorphic parasite. *Parasitology*, **29,** 539-553.

SALT G., 1963. The defense reactions of insects to metazoan parasites. *Parasitology*, **53,** 527-642.

SALT G., VAN DEN BOSCH R., 1967. The defense reaction of three species of *Hypera* (*Coleoptera, Curculionidae*) to an ichneumon wasp. *J. Invert. Path.*, **9,** 164-177.

SCHNEIDER F., 1950. Die Abwehrreaktion des Insektenblutes und ihre Beeinflussung durch die Parasiten. *Vierteljahr. Naturfors. Ges. Zurich.*, **95,** 23 p.

SIMMONDS F. J., 1966. Insect parasites and predators in C. N. Smith Ed. « Insect colonization and Mass Production ». *Academic Press. New York*, 489-499.

SMITH H. S., 1942. A race of *Comperiella bifasciata* successfully parasitizes California Red Scale. *J. econ. Entomol.*, **35,** 6, 809-812.

SMITH J. M., 1957. Effects of the food plant of California red scale *Aonidiella aurantii* Mask. on reproduction of its hymenopterous parasites. *Can. Entomol.*, **89,** 219-230.

TCHOUMAKOVA B. M., 1970. Importance des entomophages du Pou de San José dans les foyers primaires et secondaires de ce déprédateur. Coll. Franco-Soviétique sur l'utilisation des Entomophages. Antibes 1968. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, n° hors série, 51-56.

THALENHORST, 1951. Die Koïnzidenz als gradologisches Problem. *Z. angew Entomol.*, **32,** 1-48.

THOMPSON W. R., 1932. Recherches sur la biologie des Diptères parasites. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, **57,** 174-237.

THOMPSON W. R., SIMMONDS F. J., 1943 à 1965. A catalogue of the parasites and predators of insects pests. *Comm. Inst. Biol. Control*, 18 vol.

THORPE W. H., 1940. Ecology and the future of systematics. *The new systematics Oxford*, 1940, 341-364.

THORPE W. H., JONES F. G. W., 1937. Olfactory conditioning in a parasitic insect and its relation to the problem of host selection. *Proc. r. Soc. B*, **124,** 56-81.

TOROSSIAN C., PEPPONNET F., 1968. Role de *Formica polyctena* Forst. dans le maintien des équilibres biologiques forestiers des forêts de feuillus du plateau de Lannemezan. *Ann. Epiphytries*, **19,** 1, 97-111.

TURNBULL A. L., CHANT D. A., 1961. The practice and theory of biological control of insects in Canada. *Can. J. Zool.*, **39,** 5, 697-723.

ULLETT G. C., DE VRIES A. H., 1940. Observations on the natural control of sheep blowflies in South Africa. I. — Predatory wasps of the genus *Bembex* Fabr. *Union. S. Afr. Science. Bull.* 224 (ent. Ser. n° 6).

VIKTOROV G. A., 1964. Food specialization of egg parasites of *Eurygaster integriceps* Put. and the role of this specialization for the diagnostics of species in the genus *Asolcus* Nakagawa (*Microphanurus* Kieffer) (*Hymenoptera Scelionidae*). *Zool. Journ.*, **43,** 7, 1011-1025.

VINSON S. B., 1973. Factors involved in successful attack on *Heliothis virescens* by the parasitoid *Cardiochiles nigripes*. *J. Invertebr. Pathol.*, **20,** 118-123.

VINSON S. B., 1975. Biochemical coevolution between parasitoïd and their hosts in P. V. Price « Evolutionary strategies of parasitic insects and mites » *Plenum Press. N. Y.*, pp. 14-48.

VOEGELE J., 1962. Reconnaissance des espèces *Asolcus tumidus* Mayer et *Asolcus basalis* Wollaston (*Hymenoptera, Proctotrupoidea*) d'après les caractères externes de l'œuf hôte. *Al Awamia*, **4,** 147-153.

VOEGELE J., 1969. Les Hymenoptères parasites oophages des *Aelia*. *Al Awamia*, **31,** 139-323.

VOEGELE J., CALS USCIATI J., PIHAN J. P., DAUMAL J., 1975. Structures de l'antenne femelle de Trichogrammes. *Entomophaga*, **20** (2), 161-169.

VOEGELE J., BERGE J. B., 1976. Les Trichogrammes caractéristiques isoestérasiques de deux espèces. *T. evanescens* et *T. acheae*. *C. R. Acad. Sc. Paris, D*, 283, 1501-1503.

WOLCOTT C. N., 1942. The requirements of parasites for more than hosts. *Science*, **96,** 2492, 317-318

Ann. Zool. Écol. anim., 1978, **10** (3), 335-343.

Spécificité parasitaire Phénologie des hôtes et relations entre les agroécosystèmes dans les programmes de lutte contre les insectes nuisibles (Hyménoptères : Aphidiides)

P. STARY

Institut d'Entomologie de l'Académie Tchécoslovaque des Sciences, Prague, Tchécoslovaquie

Introduction

La spécificité parasitaire est sans doute un des résultats de l'interaction des caractéristiques intrinsèques d'une espèce parasitoïde et de facteurs.

La plupart des rapports présentés dans ce colloque portent sur l'origine et le développement de la spécificité parasitaire dans les groupes particuliers de parasitoïdes ou de prédateurs. A cet égard, mon rapport est différent, car il traite surtout de la dégradation secondaire de la spécificité parasitaire chez les parasitoïdes due aux effets entrainés par les modifications du milieu par les activités de l'homme.

La spécificité parasitaire (spectre d'hôtes)

1) La spécificité parasitaire d'un parasitoïde de puceron se subdivise d'habitude de la manière suivante :

La spécificité parasitaire réelle, ce qui signifie l'ensemble des espèces de pucerons connues, parasitées par ce parasitoïde dans le cadre de son aire de distribution.

La liste des espèces hôtes représentant ce spectre d'hôtes varie souvent considérablement selon les différentes régions de cette aire de distribution, se manifeste surtout chez les espèces à large spectre d'hôtes si l'on compare les aires de distribution d'un parasitoïde et de son hôte aphidien préférentiel.

2) Le spectre d'hôtes potentiels comprend les espèces de pucerons qui pourraient être parasitées avec succès par une espèce parasitoïde en cas d'absence d'une certaine barrière qui sépare les populations de ces hôtes et le parasitoïde.

Influence des activités humaines sur la spécificité parasitaire

Les activités de l'homme influencent la spécificité parasitaire de deux manières :

1) Par l'augmentation secondaire du nombre d'hôtes. Je définis cela comme une condition quand la spécificité parasitaire actuelle s'accroît à l'égard d'une ou de plusieurs espèces de pucerons nuisibles grâce à leur introduction accidentelle par l'homme. On peut l'observer dans deux cas :

a) Lorsqu'on introduit accidentellement des espèces d'aphides à proximité d'espèces parasitoïdes indigènes. Ceci est un cas courant si la culture de nouvelles plantes dans de nouvelles zones est associée avec une introduction simultanée ou postérieure de pucerons exotiques nuisibles qui sont ensuite parasités par les espèces indigènes de parasitoïdes (en tant qu'hôtes potentiels). Ainsi beaucoup d'espèces aphidiennes hôtes de *Lysiphlebus testaceipes* Cress. dans les zones Néarctique et Néotropicale.

b) Lorsque les espèces parasitoïdes sont introduites à dessein pour lutter contre les espèces aphidiennes indigènes. Cela peut arriver moins fréquemment si une espèce parasitoïde est délibérément introduite dans une nouvelle zone où, plus tard, elle parasitera de nouveaux hôtes (indigènes) en plus des pucerons nuisibles. Ainsi : *Lysiphlebus testaceipes* (Cress) en France méditerranéenne.

2) Et par la dégradation secondaire qui se peut définir comme un état dans lequel le spectre d'hôtes réel est réduit à une ou plusieurs espèces aphidiennes nuisibles dans le cadre des agroécosystèmes. Ce cas peut aussi se produire en deux occasions :

a) Lorsqu'on introduit une espèce parasitoïde dans une nouvelle région. Les espèces des parasitoïdes ayant un spectre d'hôtes assez large sont utilisées d'habitude comme des agents de lutte biologique introduits contre le puceron ravageur ; dans ce nouveau milieu ils ne trouvent cependant que cette seule espèce hôte et en conséquence ils doivent se comporter comme des entomophages strictement spécifiques. Ainsi, *Trioxys pallidus*, (Hal) *Chromaphis juglandicola* (Kalt.) en Californie.

b) Lorsque le développement des agroécosystèmes, résulte de l'activité humaine. On peut définir brièvement cette action comme une réduction du nombre d'hôtes réels, qui sont liés aux diverses cultures favorisées. C'est le cas le plus commun trouvé dans le monde entier. On le discutera plus loin en détail.

Agroécosystèmes

C'est un fait bien connu que l'homme a radicalement changé le milieu en introduisant les agroécosystèmes. Ces systèmes ont beaucoup de traits typiques dont les suivants méritent d'être soulignés :

1) la composition en espèces est plus pauvre ;
2) la densité de population est plus élevée ;
3) la surface de monocultures particulières est ordinairement assez extensive.
4) les agroécosystèmes sont annuels (ainsi les céréales) semi-pérennes (luzerne, trèfle) ou pérennes (vergers).

5) Les façons culturales, le fauchage, la moisson, la rotation des cultures et la lutte contre les ravageurs s'effectuent régulièrement ;

6) la surface des terres non-cultivées est réduite.

Cette situation implique pour les parasitoïdes que :

a) le nombre de leurs hôtes est le plus souvent limité à cause de la monoculture et de la présence des espèces aphidiennes qui lui sont associées.

b) le nombre de pucerons présents est beaucoup plus élevé et la densité générale de population est relativement assez haute.

c) les interactions Hôte-Parasitoïde sont pratiquement restreintes aux régions dont les agroécosystèmes sont identiques.

d) les interactions d'hôte et de parasitoïdes peuvent être partiellement ou complètement limitées pour les raisons suivantes :

— stade phénologique saisonnier de la plante, absence des plantes-hôtes alternées, et migration des pucerons ;

— migrations des pucerons suivant leur cycle de vie ;

— interventions culturales, rotation, fenaison, récolte ;

— traitement pesticide.

e) le caractère de la culture (annuelle, semi-pérenne, pérenne) et les interventions culturales peuvent causer un retard de la présence du puceron-hôte (par exemple, les céréales au printemps).

En conséquence, les parasitoïdes répondent de la manière suivante :

A) la composition du spectre d'hôtes est beaucoup plus pauvre que dans les stations naturelles.

B) Du fait de leur dépendance vis-à-vis de la densité-hôte leur nombre est beaucoup plus élevé.

C) Les fluctuations saisonnières de populations sont assez tranchées.

D) Les changements de population aphidienne dus à leur migration à la fénaison ou aux traitements peuvent provoquer l'interruption temporaire ou relativement complète de l'interaction de la population puceron-parasitoïde.

E) L'abondance locale relative d'une espèce parasitoïde particulière peut être influencée par les changements saisonniers de l'espèce particulière de puceron et de leur parasitisme dans un agroécosystème, ou par l'action des agroécosystèmes voisins.

F) Une restriction de longue durée des populations parasitaires d'une ou de plusieurs espèces de pucerons-hôtes associées aux récoltes peut induire le développement de populations ou de souches spécifiques.

Les études écologiques sur les relations entre les agroécosystèmes par rapport à la spécificité parasitaire

On peut distinguer plusieurs phases dans la recherche poursuivie : mes études sur les relations entre les agroécosystèmes sont fondées sur une bonne connaissance de la faune parasitaire, sur sa répartition et sur le nombre de ses hôtes dans les stations tant naturelles que cultivées en Tchécoslovaquie.

I. — Sélection des agroécosystèmes. Par hasard, j'ai commencé mes recherches sur *Acyrthosiphon pisum* Harris et sur les parasitoïdes de la luzerne, du trèfle et du haricot, c'est-à-dire sur des cultures semi-pérennes et annuelles. A cet égard, j'ai obtenu quelques résultats importants :

a) *A. pisum* et ses parasites coïncidents parfaitement quant à la saison.

b) Le caractère semi-pérenne d'une station de luzerne, son cycle évolutif et son aptitude à devenir un lieu d'hivernation en font un réservoir permanent de parasites.

c) Les parasites se dispersent de la luzerne vers les systèmes voisins (fig. 1).

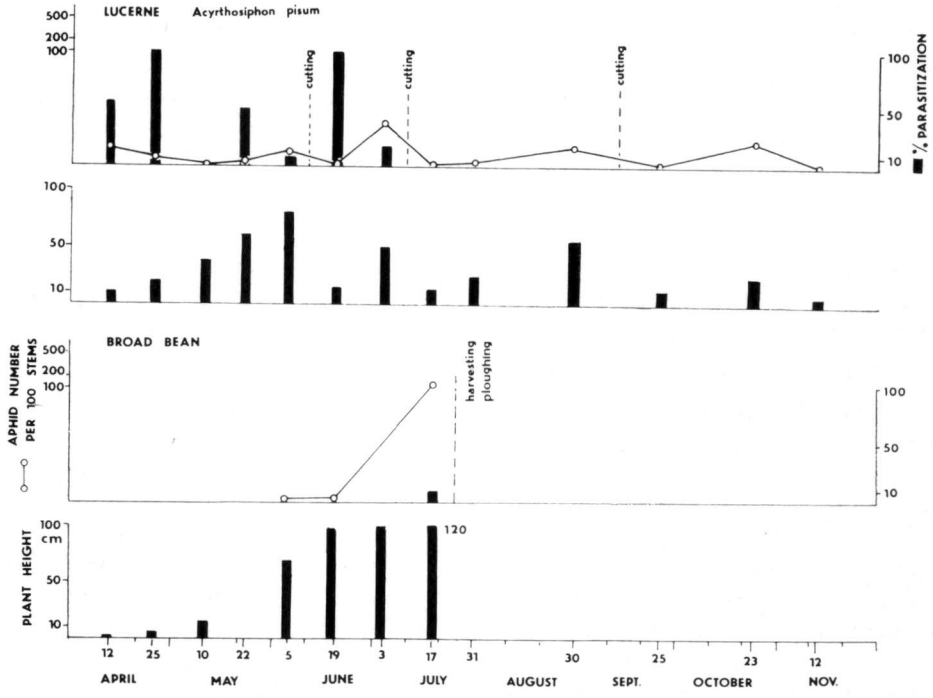


FIG. 1. — *Evolution des populations et parasitisme du puceron du pois sur la luzerne et la fève* (d'après Stary, 1974).

d) Sur les récoltes annuelles (les haricots), il y a un retard important en ce qui concerne l'apparition des pucerons et l'activité des parasites.

Ainsi, deux questions se sont posées, premièrement vers où les parasites de la luzerne migrent-ils ? Deuxièmement, quelles sont les interrelations des agroécosystèmes à cet égard.

II. — Les résultats de la recherche fondamentale ont partiellement répondu à ces questions : *Aphidius cevi* Hal., le parasite dominant d'*Acyrthosiphon pisum* (Harr.) attaque aussi *Sitobion avenae* (Fabr.) sur les céréales, *Myzus persicae* (Sultz.) sur les récoltes variées, etc... et *Microlophium evansi* (Theo) sur l'ortie (*Urtica dioica*) constitue son hôte le plus fréquent dans les friches avoisinantes. C'est le spectre d'hôte de ce

parasite dans les agroécosystèmes. Mais le choix de ces hôtes est beaucoup plus large dans les stations naturelles et semi naturelles.

Je souligne que dans toutes ces récoltes, à savoir la luzerne et le trèfle d'une part, et les céréales d'autre part, les aphides sont tout à fait sans commune relation avec leurs plantes-hôtes.

III. — Le prochain pas visait à établir l'abondance relative générale d'une espèce parasite particulière d'*A. pisum* et de *S. avenae* en Tchécoslovaquie ce qui a permis d'illustrer les relations évidentes qui existent entre les agroécosystèmes semi-pérennes de la luzerne, du trèfle et les céréales (fig. 2).

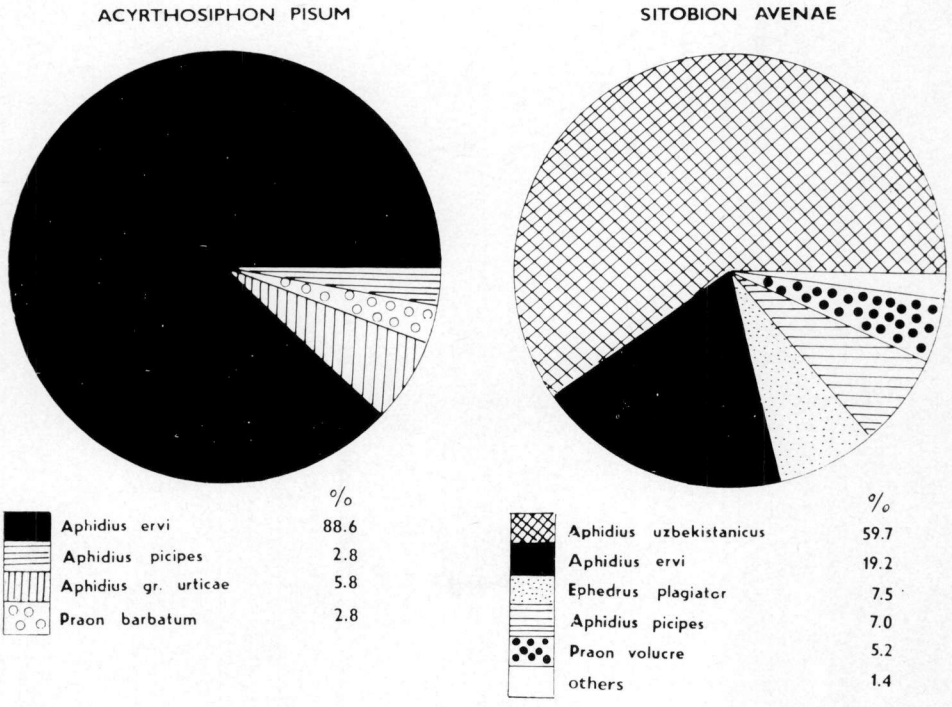


FIG. 2. — *Abondance relative d'*Acyrtosiphon pisum *et de* Sitobion avenae *en Tchécoslovaquie* (d'aprés Stary, 1976).

IV. — Une recherche comparative a ensuite été entreprise afin d'étudier le développement de la population simultanément chez les pucerons et les parasitoïdes sur les légumineuses pérennes et les céréales dans une zone choisie. La zone étudiée représente le type commun d'agroécosystème rencontré dans la Bohême centrale près de Prague. Les champs voisins d'une surface assez importante étaient cultivés en blé, en trèfle, en luzerne et en orge. Les populations de pucerons et de parasitoïdes ont été étudiées pendant deux années (1976-1977) sur toutes ces cultures et des prélèvements ont été faits tant au centre de chaque champs que dans des zones écotones.

Les figures complexes montrent le retard évident des pucerons et des parasitoïdes sur les céréales par rapport aux légumineuses pérennes (fig. 3).

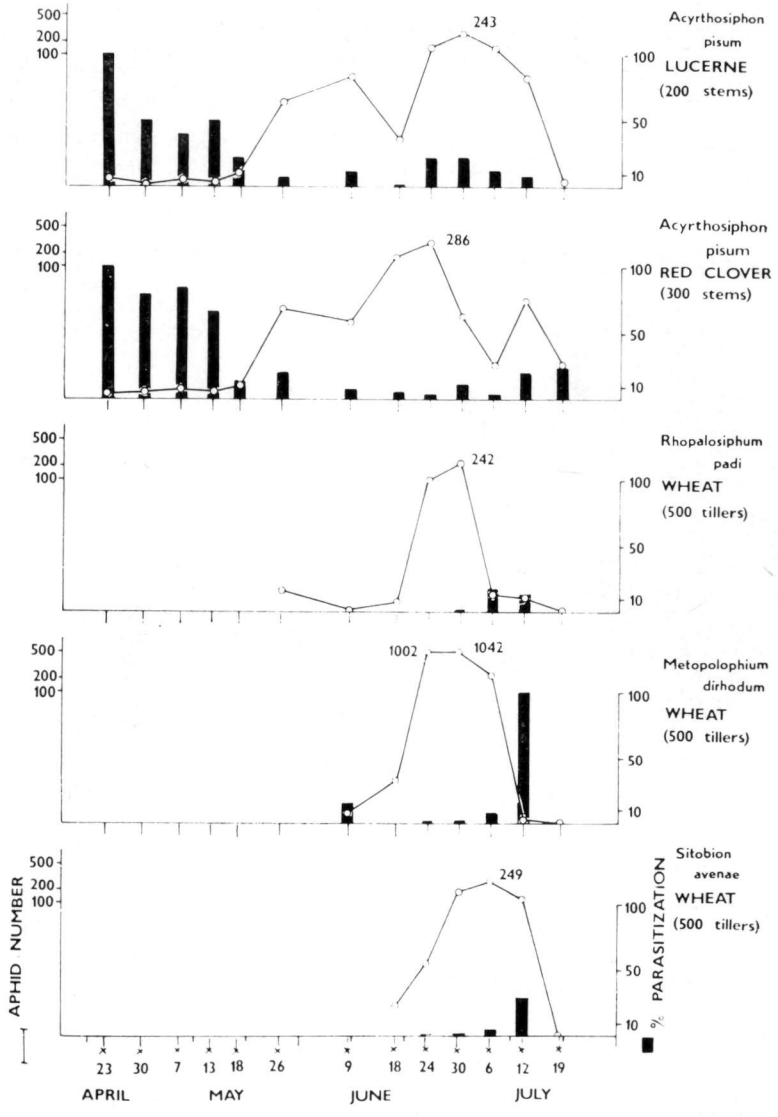


FIG. 3. — *Comparaison de l'évolution des populations* d'Acyrtosiphon pisum *sur luzerne et trèfle rouge et de trois espèces de pucerons des céréales sur blé* (Pruhonice 1976, d'après Stary, en préparation).

L'effet du traitement non-sélectif et sélectif est illustré par la figure 4.

Une comparaison détaillée de l'abondance relative des parasitoïdes (élevés des momies) en 1977 a démontré au moins deux traits importants (fig. 5).

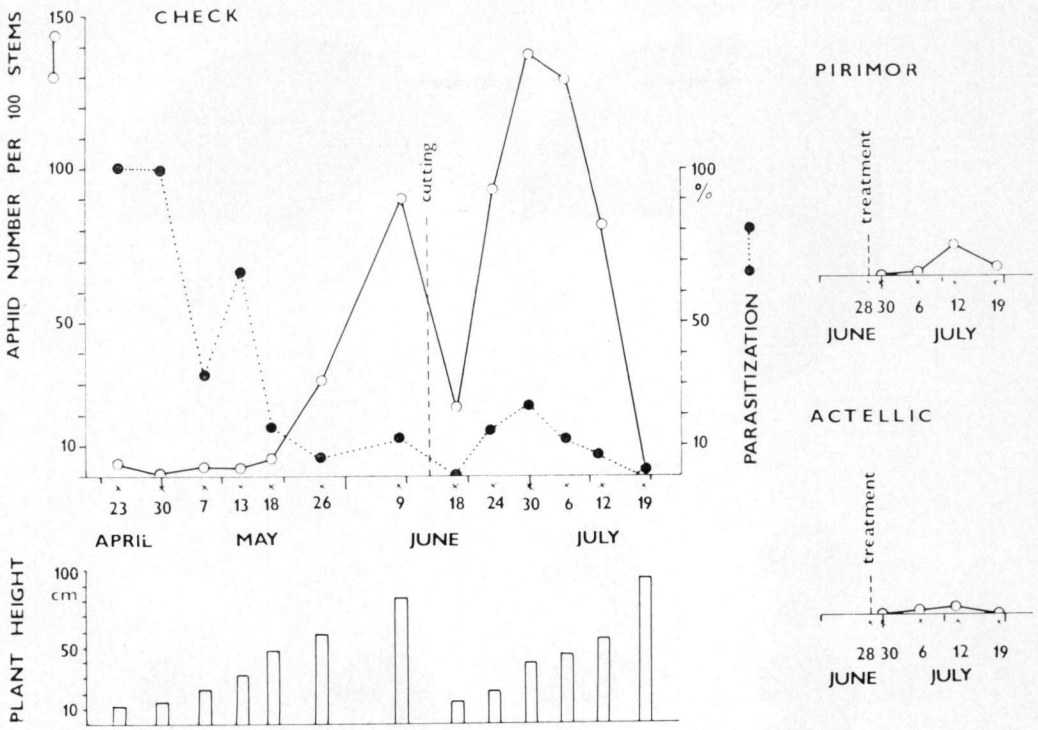


FIG. 4. — *Effet de traitements sélectifs et non sélectifs sur* Acyrtosiphon pisum *et de ces parasitoïdes* (Pruhonice, 1976).

Premièrement le pourcentage des *Aphidius ervi* présents sur les aphides des céréales dans la zone écotone près de la luzerne.

Deuxièmement, l'accroissement d'*Aphidius picipes* sur la luzerne après la décroissance des pucerons des céréales.

Ces deux faits illustrent clairement la migration saisonnière des parasitoïdes d'un agroécosystème à un autre au cours de la saison.

Conclusions

Je suis entièrement d'accord avec les tendances vraiment nécessaires concernant le règlement en vue de la conservation de la nature, le rôle des stations naturelles dans la recherche fondamentale, etc. D'autre part j'essaie d'être réaliste. Il n'est pas possible de considérer la plupart des « réservoirs » comme des restes de stations naturelles qui sont présents dans le paysage cultivé. Ils seront sans doute encore plus réduits au cours des années à venir avec les progrès de l'agriculture intensive. D'ailleurs, notre analyse de beaucoup de ces réservoirs a montré que souvent ils ne comprennent pas les parasitoïdes des pucerons nuisibles aux plantes cultivées.

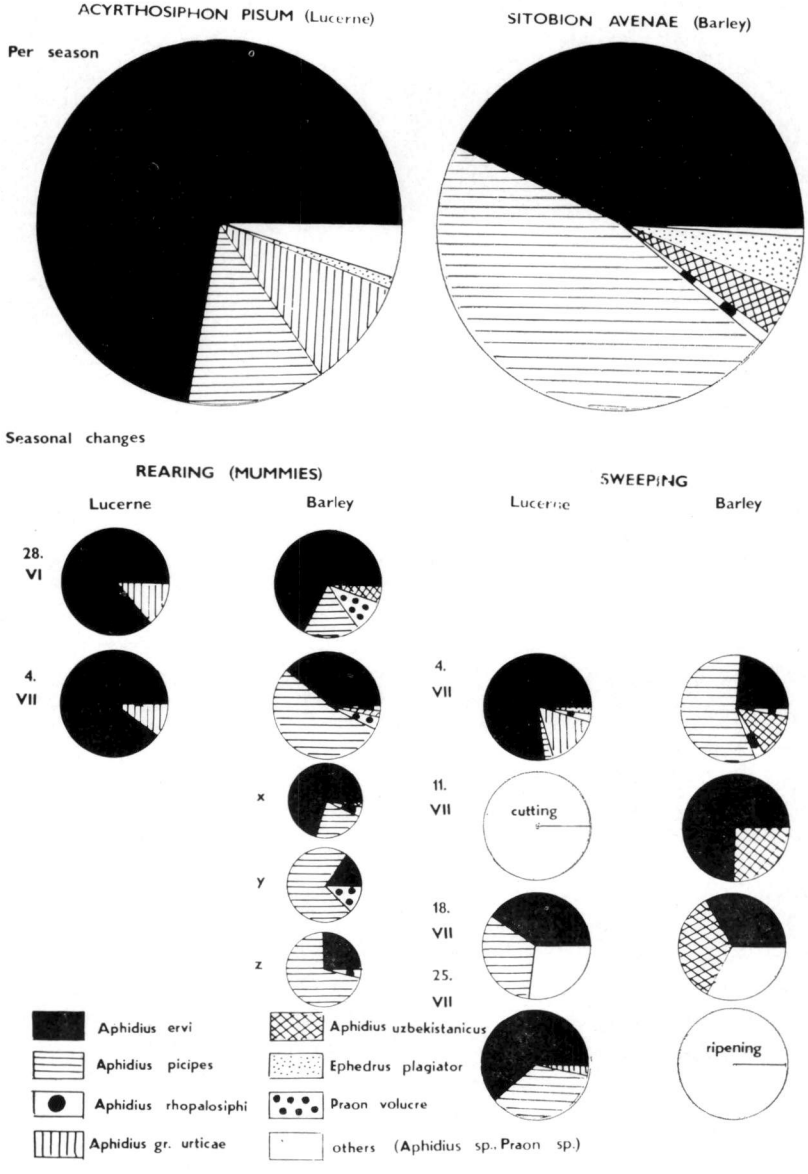


FIG. 5. — *Fluctuations de l'abondance relative locale d'espèces parasitoides sur luzerne et céréales* (Pruhonice, 1977, d'après Stary, en préparation).

A mon avis, nous ne pouvons qu'être d'accord sur le fait que de nos jours, les agroécosystèmes représentent la majeure partie de notre espace rural quelquefois, ils sont déjà devenus plus ou moins les seuls systèmes présents dans des zones assez vastes. En conséquence, il semble nécessaire de traiter ces systèmes et les relations entre eux à l'égard du programme de la lutte contre les ravageurs. Cette situation résulte de la présence :

1) de seulement quelques espèces de parasites ;

2) d'une partie seulement des espèces de leurs hôtes aphidiens. De même, l'espèce de parasite est obligé d'agir dans plusieurs types d'agroécosystèmes à cause de la réduction du nombre d'espèces-hôtes. Ceci est également assez important par rapport à son cycle de vie, à ses lieux d'hibernation, etc.

De plus je voudrais insister sur le fait que la réduction du nombre d'espèces-hôtes ci-dessus mentionnée n'est pas encore devenue manifeste, mais elle devrait déjà être prise en considération, car il est vraisemblable que ce phénomène s'accentuera à cause de l'intensification de la mise en culture des terres par l'homme.

Finalement, je crois, qu'il y a peut-être deux écueils qu'il faut éviter dans la recherche :

Premièrement, les principes de lutte contre les ravageurs sont conformes au fait qu'il y a des relations écologiques entre les agroécosystèmes. Mais, comme je l'ai fait remarquer, la classification courante et fondamentale a été faite sur la base d'une espèce aphidienne nuisible. Ceci est insuffisant parce que les parasitoïdes des aphides peuvent avoir des caractéristiques différentes et ainsi ils peuvent se rattacher à tels agroécosystèmes qui sont tout à fait indifférents si les pucerons ravageurs sont utilisés comme le seul critère (voir les principes du Multilateral control concept).

Deuxièmement, il y a des raisons financières. Beaucoup de subventions sont ou devraient être assez spécifiques et ainsi restreintes souvent à un ravageur ou à une récolte particuliers. Une telle condition influence contradictoirement la possibilité de traiter et de comprendre les interrelations entre les agroécosystèmes, car elles sont hors du projet de la lutte antiaphidienne.

Reçu pour publication en juillet 1978.

Références bibliographiques

STARY P., 1971. Migration and parasitization as factors of population regulation of the pea aphid, *Acyrthosiphon pisum* (Harris) in alfalfa fields in Central Europe. *Acta entomol. bohemoslov*, **68**, 353-364.

STARY P.. 1972. Host range of parasites and ecosystem relations, a new viewpoint in Multilateral control concept (*Hom. Aphididae, Hym. Aphidiidae*). *Ann. Soc. ent. Fr.* (N. S.), **8**, 351-358.

STARY P., 1974. Population dynamics, parasitization, control, and prognosis of the pea aphid (*Acyrthosiphon pisum* Harris) in Czechoslovakia. *Trans. Czechosl. Acad. Sci. Ser. math. Nat. Sci.*, **84** (3) : 123 pp.

STARY P., 1976. Parasite spectrum and relative abundance of parasites of cereal aphids in Czechoslovakia (Hymenoptera, *Aphidiidae* ; Homoptera, *Aphidoidea*). *Acta entomol. Bohemoslov.*, **73**, 216-223.

STARY P. (in prep.). Seasonal relations between lucerne, redclover, wheat, and barley agroecosystems demonstrated in aphids and their parasitoids (*Homoptera, Aphididae* ; *Hymenoptera, Aphidiidae*).

Ann. Zool. Écol. anim., 1978, **10** (3), 345-351.

Coïncidence chronologique entre les pullulations de Pucerons, les Coccinelles et les Syrphes

J. M. RABASSE, G. IPERTI et J. P. LYON

Station de Zoologie et de lutte biologique, I.N.R.A., Centre de Recherches d'Antibes, 06602 Antibes

La spécificité observée, c'est-à-dire le fait que, sur le terrain, tel entomophage s'attaque plus ou moins à telle espèce de phytophage, dépend des caractéristiques propres de l'insecte, mais aussi des conditions qu'il va rencontrer. Pour les prédateurs, le voltinisme d'une part et la disponibilité des différentes proies d'autre part, sont donc deux éléments essentiels pour l'expression des facteurs intrinsèques de leur spécificité.

1. — Les populations de pucerons

A ce jour, aucun travail n'a été entrepris pour approcher l'évolution des populations aphidiennes à l'échelle micro-régionale, qui correspond aux biotopes prospectés par des prédateurs relativement polyphages. Cependant, les études de terrain effectuées pendant la dernière décennie sur divers aphides importants par la biomasse qu'ils représentent, nous permettent de dégager quelques éléments sur la disponibilité des pucerons pour leurs prédateurs.

Sur les plantes-hôtes primaires, le développement des populations se produit à des dates très variables d'une année à l'autre en fonction du réchauffement printanier, mais les pullulations importantes précédant le vol d'émigration se situent au mois de mai (*Myzus persicae* Sulz : Leclant et Remaudière, 1970 ; *Aphis fabae* Scop : Rabasse et Robert, 1975).

Sur les hôtes secondaires, les pullulations sont de loin les plus importantes ; elles ont lieu au mois de juin. Pour un même puceron, la date de ces pullulations varie peu d'une année à l'autre (*A. fabae* : Bouchery, 1977, Robert, Rabasse et Scheltes, 1973) ou en fonction de la date de semis (*Cavariella aegopodii* Scop : Brunel et Rabasse, 1977).

Au mois d'août, de nombreuses plantes annuelles sont arrivées à maturité, ce qui diminue d'autant les possibilités offertes aux phytophages. Sur plantes pérennes, la survie des espèces se fait sous forme de populations résiduelles extrêmement faibles (*C. aegopodii*, *loc. cit.*). Dans des conditions particulières, certaines plantes peuvent cependant héberger des pucerons en quantités appréciables (*Capitophorus horni* Börner : Robert, Rabasse et Rouzé-Jouan, 1974).

En automne, les populations se reconstituent sur les plantes-hôtes secondaires. Le plus souvent, les pucerons émigrent ensuite vers leurs hôtes primaires. Cependant, une partie importante peut passer l'hiver sous forme anholocyclique sur ces plantes secondaires, en particulier dans les régions tempérées de climat atlantique ou méditerranéen (*C. aegopodii*, *C. horni*, *loc. cit.*).

Si les dates de présence des pucerons en quantités importantes nous semblent peu variables d'une année à l'autre, il n'en va pas de même de l'abondance de ces insectes, qui constitue le deuxième volet de leur disponibilité pour les prédateurs. Le nombre de pucerons évoluant de façon exponentielle, leurs populations réagissent fortement aux moindres variations climatiques. C'est ainsi que, si l'on exprime l'abondance en pucerons-semaines, nous avons pu observer (*loc. cit.*) des variations d'abondance de : 1 à 3 pour *A. fabae* au printemps entre années, 1 à 22 pour *C. aegogopii* au printemps entre semis et de 1 à 35 pour ce même puceron en automne et hiver entre les années. Le prédateur va donc se trouver devant des situations radicalement différentes lors de la recherche d'une proie possible, parfois même après avoir atteint l'habitat des proies, puisque le pourcentage des différentes espèces d'aphides sur une même plante varie d'une année à l'autre (pucerons des céréales : Dean, 1974). Nous examinerons ici le cas des Syrphes et des Coccinelles, qui sont certainement les prédateurs présentant la plus grande importance agronomique.

2. — Coïncidence chronologique entre Coccinelles et Pucerons

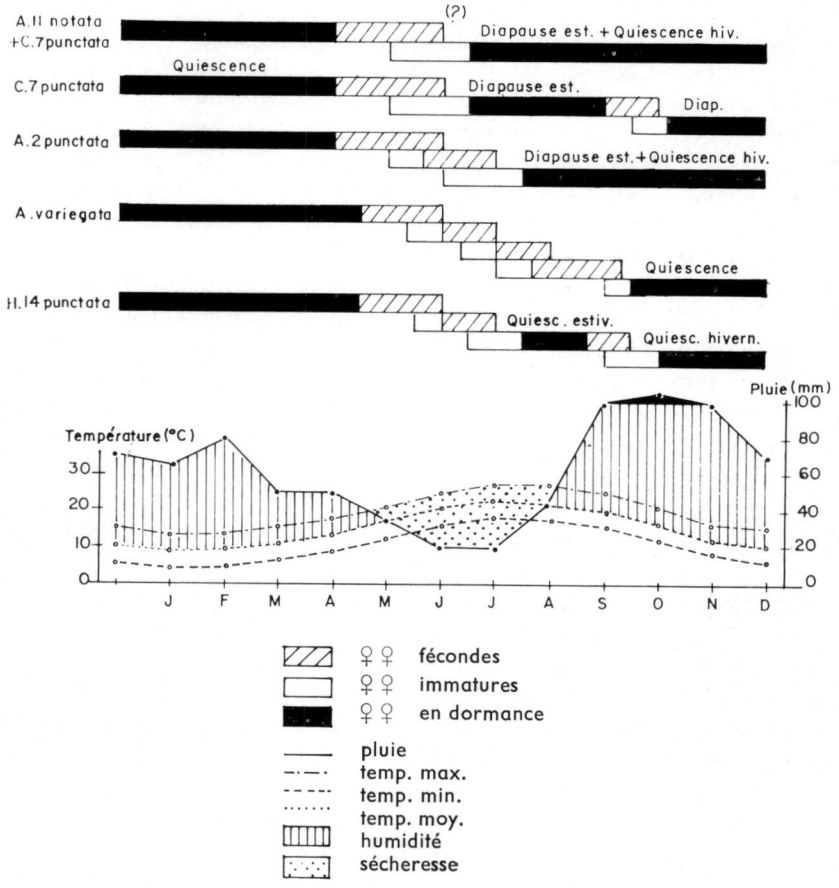


FIG. 1. — *Voltinisme et dormance.*

La période durant laquelle les principales espèces aphidiphages manifestent leur activité prédatrice correspond à celle où les coccinelles se reproduisent. Bien évidemment la durée d'un tel phénomène reste liée au voltinisme du prédateur considéré. De toute manière il faut considérer à quel moment il commence et quand il finit (Iperti, 1966) (voir *fig.* 1).

Le début de la période de multiplication des coccinelles, dépend d'un relèvement suffisant des *minimums de température* (leur niveau thermique mais aussi le temps pendant lequel ils se manifestent jouent également un rôle) (voir fig. 2).

Les espèces à tendance univoltine (comme *Coccinella septempunctata* L. et *Adalia bipunctata* L.) s'avèrent les plus précoces.

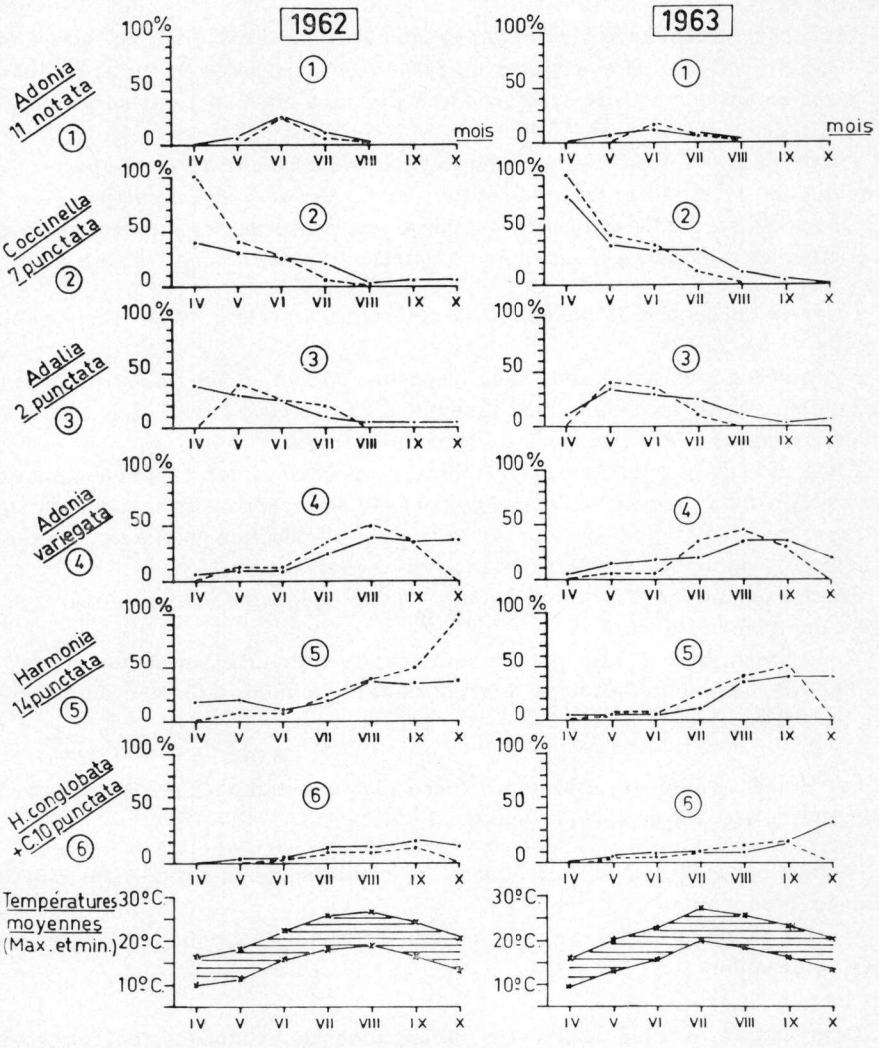


FIG. 2. — *Pourcentage relatif des différentes espèces de Coccinelles* (Larves - - - - - - et adultes ———) *récoltées mensuellement sur les principales populations aphidiennes dans les A. M. et les B. A. en* 1962 *et* 1963.

On trouve les premières larves de *C. septempunctata* lorsque les températures minimales s'élèvent au-dessus de 10 °C. et celles d'*A. bipunctata* lorsque les minimums thermiques atteignent 12 °C (comme celles d'*Exochomus quadripustulatus* L. d'ailleurs).

Elles s'attaquent donc aux pucerons dont la présence se manifeste très tôt surtout sur les hôtes primaires (en général des plantes spontanées).

On peut signaler à cet égard une seule exception : *Semiadalia undecimnotata* Schn. Cette coccinelle pond plus tard sur les pucerons des plantes cultivées lorsque les minimums de température avoisinent 15 °C en plaine. En fait, ce prédateur se réactive également vers 12 °C, mais sur son site de dormance, situé en montagne ; cela explique ce décalage chronologique enregistré et souligne l'importance de la localisation des lieux d'hibernation des coccinelles sur la précocité de leur reprise d'activité.

Les espèces à tendance plurivoltine en nombre plus élevé (comme *Adonia variegata* Goeze, *Coccinella decempunctata* L., *Synharmonia conglobata* L. etc...) manifestent plus tardivement une activité de reproduction lorsque les minimums de température se situent aux alentours de 15 °C.

Elles sont donc susceptibles de s'attaquer à la majorité des espèces de pucerons qui se multiplient sur les hôtes secondaires (les plantes cultivées et spontanées).

Une seule espèce de ce groupe manifeste une précocité presqu'identique à celle des coccinelles à tendance monovoltine : *Harmonia quatuordecimpunctata* L.

La fin de la période de multiplication des coccinelles varie selon leur voltinisme (voir fig. 1 et 2).

Les espèces à tendance univoltine disparaissent lorsque *les maximums de température* dépassent durablement 27 °C (Exemples : *C. septempunctata*, *S. undecimnotata*, *E. quadripustulatus* et *A. bipunctata*) et migrent en général.

Chez les espèces à tendance plurivoltine, on peut constater des phénomènes passagers d'estivation ; mais, une reprise de l'activité de reproduction se manifeste après la saison chaude et la fin de leur période de multiplication intervient lorsque les températures minimales tendent à s'abaisser au-dessous de 15 °C.

Elles peuvent donc jouer un rôle limitant non négligeable sur les dernières populations aphidiennes de l'année.

A cet égard, on doit souligner la persistance notable d'*H. quatuordecimpunctata*, dont l'activité se poursuit jusqu'au moment où les minimums de température descendent au-dessous de 12 °C.

En résumé : Toutes les espèces de coccinelles aphidiphages présentent une efficacité prédatrice élevée au printemps.

— plus particulièrement au début de cette saison quand il s'agit des espèces à tendance monovoltine ;

— et à partir du milieu de cette période en ce qui concerne des espèces à tendance plurivoltine.

Donc, la quasi-totalité des espèces aphidiphages de coccinelles sont susceptibles d'attaquer les nombreuses espèces aphidiennes dont les pullulations se manifestent au printemps (il s'agit de la majorité d'entre elles).

En été, indépendamment de leur voltinisme, les coccinelles manifestent une efficacité prédatrice à peu près nulle, à l'exception d'*A. variegata* et de nombreux *Scymnus* spp.

En automne, alors que les espèces à tendance plurivoltine devraient présenter une activité intéressante dans la lutte contre les pucerons on enregistre une médiocre efficacité prédatrice due essentiellement à l'action antagoniste de leurs nombreux ennemis naturels (Iperti, 1964).

3. — Coïncidence chronologique entre Syrphes et Pucerons

Les syrphes sont caractérisés par une vie imaginale relativement longue (2 à 3 mois au printemps) une période de maturation courte, (quelques jours), une ponte très échelonnée, et un développement préimaginal très rapide (de l'ordre de 2 jours pour l'œuf et une à trois semaines pour la larve et pour la nymphe).

Il faut donc pour qu'il y ait possibilité de prédation que les pullulations de pucerons convenant au prédateur aient lieu pendant la période de ponte des femelles, qui correspond le plus souvent à quelques jours près, à la période de vol.

Le voltinisme des espèces aphidiphages joue dans ce domaine un rôle déterminant.

Les espèces prédatrices importantes, au plan agronomique peuvent être classées comme suit (Lyon et Göldlin, 1974).

Espèces univoltines

Le genre *Epistrophe* n'a qu'une génération printanière et une diapause larvaire obligatoire de 9 à 10 mois. L'activité de vol s'étend sur deux à trois mois au printemps et parfois au début de l'été. L'espèce type est *Epistrophe bifasciata* Fabr. très fréquente notamment sur plantes grimpantes, arbres et arbustes (strates moyennes et hautes).

A ce groupe se rattachent les espèces du genre *Pipiza*, à diapause larvaire obligatoire ; leur principale période d'activité survient au printemps mais elles présentent une deuxième génération partielle en automne.

Espèces oligovoltines

Toutes ces espèces hivernent en diapause à l'état larvaire. On peut distinguer cependant des espèces généralement bivoltines dont tous les individus présentent une diapause larvaire obligatoire de plusieurs mois comme *Dasysyrphus* spp., et *Melangyna triangulifera* Zett. et des espèces généralement polyvoltines dont une partie des individus est susceptible de présenter en été, une diapause larvaire de plus ou moins longue durée (*Syrphus ribesii* L.).

Les espèces de ce groupe ont donc leur principale période d'activité au printemps, mais peuvent aussi intervenir en été et en automne.

Espèces polyvoltines, sans diapause préimaginale

On distingue ici des espèces pouvant hiverner sans diapause au stade larvaire ou nymphal (*Metasyrphus corollae* Fabr, *Paragus* spp., *Sphaerophora scripta* L.) et des grands migrateurs, dont la période de vol ne présente pratiquement pas d'interruption : ils sont actifs toute l'année dans le sud de la France (*Scaeva pyrastri* L., *Scaeva selenitica* Meig, *Episyrphus auricollis* Meig, *Episyrphus balteatus* Degeer, etc...) (Lyon, 1965).

La période d'activité prédatrice des espèces polyvoltines ne s'arrête qu'en hiver. Ce temps d'arrêt est très réduit pour les grands migrateurs, les plus précoces au printemps. Ces derniers sont en outre généralement très polyphages et susceptibles de s'attaquer non seulement aux homoptères mais également aux chenilles de divers lépidoptères.

En résumé : Toutes les espèces de syrphes prédatrices sont actives au printemps, les genres *Episyrphus* et *Scaeva* étant particulièrement précoces.

En été, de nombreuses espèces maintiennent leur activité prédatrice, certaines peuvent cependant présenter une diapause larvaire. En automne, de nombreuses espèces présentent une recrudescence de leur activité prédatrice comme *S. vitripennis* (Remaudière *et al.*, 1973).

Globalement, il n'existe pas de période de pullulation de pucerons où les Syrphes soient absents, d'autant que l'aptitude au vol des adultes et leur capacité de rétention de ponte jouent, en dehors des différents cas de diapause, un rôle très important pour s'adapter à des conditions temporairement défavorables (Lyon, 1965).

En outre, la très large polyphagie des espèces les plus communes de Syrphes leur permet de changer de proie, de plante-hôte ou même d'habitat, dans la mesure ou l'importance des populations d'une espèce aphidienne varie considérablement d'une année à l'autre.

Reçu pour publication en juillet 1978.

Références bibliographiques

BOUCHERY Y., 1977. Le puceron noir de la fève, *Aphis fabae* Scop. (Homoptère, *Aphididae*) en Alsace : Fluctuations de populations sur fèverole de printemps en relation avec les facteurs du milieu (température, pluviométrie, aphidiphages, plante-hôte). *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **9**, 63-86.

BRUNEL E., RABASSE J. M., 1977. *Cavariella aegopodii* Scop. (Hom. *Aphididae*) en culture de carotte dans l'Ouest de la France. 1. — Evolution des populations. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **9**, 469-480.

DEAN G. I., 1974. Effects of parasites and predators on the cereal aphids *Metopolophium dirhodum* (WIK.) and *Macrosiphum avenae* (F.) (Hom. *Aphididae*). *Bull. entomol. Res.*, **63**, 411-422.

IPERTI G., 1966. Voltinism and arrest of development in aphidiphagous coccinellids of South of France. « *Ecology of aphidophagous Insects* » (ed I. Hodek), pp. 105-106.

IPERTI G., 1964. Les Parasites des Coccinelles aphidiphages, dans les Alpes-maritimes et les Basses-Alpes. *Entomophaga*, **9** (2) 1964, 153-180.

LECLANT F., REMAUDIERE G., 1970. Eléments pour la prise en considération des aphides dans la lutte intégrée en vergers de pêchers. *Entomophaga*, **15**, 53-81.

LYON J. P., 1965. Influence de quelques facteurs sur l'expression du potentiel de multiplication des syrphides aphidiphages. *Ann. Epiphyties*, **16**, 397-398.

LYON J. P., GOELDLIN P., 1974. Les syrphes prédateurs de pucerons, *in* « Les organismes auxiliaires en verger de pommier ». O.I.L.B./S.R.O.P., 163-170.

RABASSE J. M., ROBERT Y., 1975. Facteurs de limitation des populations d'*Aphis fabae* Scop. dans l'Ouest de la France. 2. — Etude des populations sur hôtes primaires et fèverole de printemps. *Entomophaga*, **20**, 49-63.

REMAUDIERE G., IPERTI G., LECLANT F., LYON J. P., MICHEL M. F., 1973. Biologie et écologie des aphides et de leurs ennemis naturels. Application à la lutte intégrée en vergers. *Entomophaga*, Mem. H. S. **6,** 34 pp.

ROBERT Y., RABASSE J. M., ROUZE-JOUAN J., 1972. Régulation naturelle des populations de *Capitophorus horni* Borner (Hom. *Aphididae*) par Hyménoptères *Aphidiidae* et Entomophthorales. *Entomophaga*, **17,** 59-69.

ROBERT Y., RABASSE J. M., SCHELTES P., 1973. Facteurs de limitation des populations d'*Aphis fabae* Scop. dans l'Ouest de la France. 1. — Epizootiologie des maladies à Entomophthorales sur fèverole de printemps. *Entomophaga*, **18,** 61-75.

Ann. Zool. Écol. anim., 1978, **10** (3), 353-355.

La recherche de l'habitat de l'hôte par un insecte entomophage

Y. CARTON

Laboratoire de Biologie et Génétique Evolutives du C.N.R.S., 91190 Gif sur Yvette, France

Dans le déroulement d'une infestation parasitaire, on reconnaît plusieurs étapes dont la première correspond à la recherche de l'habitat de l'hôte par l'entomophage. Dès ce niveau du processus d'infestation existent des facteurs limitants qui jouent très certainement un rôle dans le degré plus ou moins strict de la spécificité parasitaire du parasite (Vinson, 1975).

L'étude de cette première séquence sur le terrain est toujours délicate car il est extrêmement difficile dans de telles conditions d'avoir une bonne connaissance des facteurs biotiques et abiotiques mis en jeu. Toutefois, dans certains cas favorables où le milieu trophique de l'hôte correspond à une espèce végétale précise, on peut envisager une telle analyse au laboratoire.

C'est ce qui a été envisagé avec des parasites de drosophiles (Simmonds, 1954). En effet, les larves de *Drosophila* vivent dans un milieu assez bien défini qui correspond très souvent à des fruits en fermentation. On pouvait alors supposer qu'un tel milieu libère des substances qui se révèlent être des attractifs pour le parasite. C'est une telle hypothèse que l'on a voulu vérifier.

Cette étude a été réalisée avec *Cothonaspis* sp. (Hyménoptère, *Cynipidae*) parasite de larves de *Drosophila melanogaster* ; la souche utilisée est originaire de Guadeloupe.

1. — Méthode

Un olfactomètre a été construit pour analyser le comportement de *Cothonaspis* vis-à-vis de ces différents produits. Il est composé de trois parties : un tube réservoir pour conserver au départ les animaux, un tube en Y permettant un choix et deux tubes-pièges. Un courant d'air (500 cm^3/mn) est pulsé dans chaque branche du tube en Y après avoir barboté dans un flacon contenant soit de l'eau distillée (100 cm^3), soit le produit soumis au test (100 cm^3), l'ensemble étant maintenu à 25°. Un index d'attraction (IA) a été défini par le rapport :

$$I.A. = \frac{\text{Nombre d'animaux à choix positif} - \text{Nombre d'animaux à choix négatif}}{\text{Nombre d'animaux total}}$$

(le choix positif correspond au choix de la branche du tube en Y où passe le courant d'air chargé du produit soumis au test). Cet index d'attraction prend des valeurs comprises entre — 1 (répulsion) et + 1 (attraction).

2. — Attraction de *Cothonaspis* par le milieu trophique de son hôte

Le milieu d'élevage de *D. melanogaster* (David et Clavel, 1965), fraîchement préparé et stérile, n'est pas attractif. Par contre, ce même milieu, dans lequel les larves de *D. melanogaster* se sont développées, devient attractif pour les femelles de *Cothonaspis* (I.A. = + 0,73) les mâles n'étant que très faiblement attirés (I.A. = + 0,25). Il a été démontré (Begon, 1974) que les Drosophiles, déposées dans une bouteille contenant un milieu stérile, introduisent des levures et des bactéries qui sont à l'origine d'un processus de fermentation. Un fait comparable doit se réaliser dans nos expériences, certains produits du cycle de glycolyse étaient peut-être à l'origine de l'attraction. Ceci s'est trouvé confirmé en utilisant des bouteilles de milieu ensemencées au préalable avec *Saccharomyces cerevisiae* (levure de bière). Ce milieu fermenté s'est révélé très attractif pour les femelles de *Cothonaspis* (I. A. = + 0,85).

Il était donc logique de penser que certains produits issus de la fermentation des sucres contenus dans le milieu d'élevage représentaient les stimulus olfactifs efficaces. Le produit final de la glycolyse le plus important étant l'éthanol, nous avons précisé le comportement de *Cothonaspis* vis-à-vis de ce produit.

3. — Attraction de *Cothonaspis* par l'éthanol

La réponse des femelles de *Cothonaspis* a ainsi été « mesurée » en fonction de différentes concentrations d'éthanol. Pour les concentrations allant de 0,5 p. 100 à 10 p. 100, l'éthanol s'avère très attractif ($+ 0{,}27 < \text{I.A.} < + 0{,}56$) ; au-delà de 50 p. 100 on note une légère répulsion (I.A. = — 0,2). Les résultats obtenus avec les mâles sont très différents. Pour les concentrations comprises entre 0,1 p. 100 et 10 p. 100, on note une très légère répulsion ($- 0{,}1 < \text{I.A.} < - 0{,}2$) ; au-delà de 10 p. 100, les mâles sont fortement répulsés. On voit donc que les mâles ne sont jamais attirés quelle que soit la concentration d'éthanol.

Plusieurs auteurs ont montré que les fruits en fermentation ou tout mélange contenant de l'alcool éthylique exerçaient sur *D. melanogaster* un net pouvoir attractif (Reed, 1938 ; Fuyama, 1974 et 1976). Il est certain que *D. melanogaster* se trouve associé à des milieux contenant de l'éthanol et a tendance à y déposer ses œufs ; les larves de *D. melanogaster* dans lesquelles pondent les femelles de *Cothonaspis* se retrouvent aussi dans ce milieu. *Cothonaspis* est donc attiré par un milieu contenant de l'éthanol (c'est-à-dire les fruits en fermentation dans les conditions naturelles) où vit précisément son hôte.

4. — Résistance de *Cothonaspis* à l'éthanol

Cette adaptation de *Cothonaspis* aux milieux fermentés est confirmée par les résultats obtenus dans les tests de sensibilité à l'éthanol. Pour mesurer leur sensibilité, les parasites sont placés dans une enceinte hermétique en présence d'éthanol à différentes concentrations (0 p. 100 à 10 p. 100). Les morts sont dénombrés chaque jour ; on peut ainsi construire les courbes de mortalité à partir desquelles on déduira graphique-

ment la DL 50, c'est-à-dire la concentration d'éthanol qui, en un temps défini, tue la moitié de la population.

Il s'avère que les femelles de *Cothonaspis* présentent une bonne tolérance à l'éthanol (DL 50 comprise entre 5 p. 100 et 7 p. 100), ce qui témoigne d'un processus physiologique assez exceptionnel.

La plupart des espèces de *Drosophila* présentent une sensibilité à l'éthanol élevée (ex. : *D. bromelia* : DL 50 $<$ 2 p. 100). Seule *D. melanogaster* s'avère très résistante (DL 50 $\neq$ 11,1 p. 100) et apparaît comme parfaitement adaptée à des milieux riches en éthanol (David, 1973 ; David, Fouillet et Arens, 1974 ; David et Bocquet, 1974).

5. — Conclusions

Nous avons donc montré que les femelles du parasitoïde *Cothonaspis* sont attirées par le milieu trophique de l'hôte, c'est-à-dire un substrat organique en fermentation. Il est intéressant de souligner le parallélisme étroit que l'on constate du point de vue comportemental et physiologique entre le parasite et son hôte dans le cas de cette association. Par ces résultats, on comprend mieux comment se réalise l'adéquation spatio-temporelle entre les deux partenaires, première condition dans la réussite d'une infestation. Il apparaît que certains facteurs abiotiques jouent un rôle dans cette étape, attirant le parasite vers un biotope déterminé. Un certain spectre d'hôtes potentiels est donc fixé dès cette séquence, ce qui conduit déjà à restreindre la spécificité parasitaire.

Reçu pour publication en Juillet 1978.

Références bibliographiques

BEGON M., 1974. *Drosophila* and « dead » laboratory medium. *D.I.S.*, **51**, 106.

CARTON Y., 1976. Attraction de *Cothonaspis* sp. (Hyménoptère *Cynipidae*) par le milieu trophique de son hôte *Drosophila melanogaster*. Colloque international C.N.R.S. n° 265 : « Comportement des insectes et milieu trophique », 285-303.

DAVID J., CLAVEL M. F., 1965. Interaction entre le génotype et le milieu d'élevage ; conséquences sur les caractéristiques du développement de la Drosophile, *Bull. Biol. Fr. Belg.*, **99**, 369-378.

DAVID J., 1973. Toxicité de faibles concentrations d'alcool éthylique pour une espèce tropicale de Drosophile : *Drosophila bromeliae* Sturtevant. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **277**, 2235-2239.

DAVID J., FOUILLET P., ARENS M. F., 1974. Comparaison de la sensibilité à l'alcool éthylique de six espèces de *Drosophila* du sous-groupe *melanogaster*. *Arch. Zool. exp. gén.*, **115**, 401-410.

DAVID J., BOCQUET C., 1974. L'adaptation génétique à l'éthanol, un paramètre important dans l'évolution de races géographiques de *Drosophila melanogaster*. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **279**, 1385-1389.

FUYAMA Y., 1974. A handy olfactometer for *Drosophila*. *D.I.S.*, **51**, 142-143.

FUYAMA Y., 1976. Behavioral genetics of olfactory responses in *Drosophila*. I. — Olfactory and strain differences in *Drosophila melanogaster*. *Beh. gen.*, **6**, 4, 407-420.

SIMMONDS F. J., 1954. Host finding and selection by *Spalangia drosophilae* Ashm. *Bull. Entomol. Res.*, **45**, 527-537.

VINSON S. B., 1975. Biochemical coevolution between parasitoids and their hosts, in « Evolutionary strategies of parasitic insects and mites », Ed. P. W. Price, 14-48.

Ann. Zool. Écol. anim., 1978, **10** (3), 357-358.

Les facteurs qui déterminent la composition de l'ensemble des adultes de *Coccinellidae* et *Chrysopidae* sur trois espèces de mauvaises herbes

A. HONEK

Institut de Protection des Plantes, 16106 *Praha* 6-*Ruzyne*, *Tchécoslovaquie*

L'année 1976 a connu des conditions extrêmement favorables pour les insectes aphidiphages. Elle a créé des conditions avantageuses pour réaliser en 1977, des études sur l'influence des différents facteurs écologiques sur l'abondance des adultes. Pendant la période comprise entre le 24 juin et le 11 juillet on a conduit des recherches sur la présence des adultes de différentes espèces aphidiphages qui appartiennent aux familles de *Coccinellidae* et de *Chrysopidae* rencontrées sur trois espèces de mauvaises herbes qui, bien que végétant au même endroit, ont été infestées par différentes espèces de pucerons : l'ortie dioïque (*Urtica dioïca*) par le puceron *Microlophium carnosus*, l'absinthe (*Artemisia vulgaris*) par *Macrosiphoniella artemisiae* et la camomille romaine (*Tripleurospermum maritimum*) par le puceron *Macrosiphoniella tapuskae*. Holman a bien voulu identifier ces espèces de pucerons. En tout, quatre-vingt-quatorze prélèvements ont été effectués en plusieurs endroits.

Résultats

La composition des différentes espèces aphidiphages rencontrées sur chacune des trois mauvaises herbes diffère souvent substantiellement, même si ces plantes croissent au même endroit et sont à peine distantes les unes des autres de quelques mètres. *On la mesure*, à l'aide de l'index de Renkonen, qui exprime la probabilité (en p. 100) que tous les individus de l'échantillon (A) trouveront des partenaires intraspécifiques dans l'échantillon (B) de la même grandeur ; les plus grandes différences ont été trouvées entre la camomille romaine et les deux autres herbes ; les moindres différences ont été rencontrées entre l'ortie et l'absinthe. Les causes de ces différences ont fait l'objet d'une analyse.

Les différences qualitatives

Quelques espèces aphidiphages sont spécifiques à l'égard d'une certaine espèce de plante. Il s'agit de *Coccinella undecimnotata* L. et d'*Adonia variegata* G. inféodés à la

camomille romaine, et de *Chrysopa perla* L. inféodé aux orties et à l'absinthe. Il est vraisemblable que ces différences proviennent surtout de leur préférence nutritive particulière.

L'influence de la quantité de pucerons

L'espèce aphidiphage la plus abondante est en général *Adalia bipunctata* L. Son pourcentage dans l'échantillon est largement en corrélation avec la quantité de pucerons abrités par l'ortie et l'absinthe (la quantité de pucerons a été subjectivement estimée par l'emploi de 4 indices). Plus le nombre de pucerons est grand, plus le pourcentage d'*A. bipunctata* est grand. Le coefficient de corrélation est très significatif : $r = 0{,}825\,0$ pour l'ortie et $r = 0{,}882\,1$ pour l'absinthe. Par contre, le pourcentage de *C. septempunctata* semble diminuer lorsque la quantité de pucerons s'accroît. Sur la camomille romaine, lorsque la population de pucerons est abondante *A. bipunctata* est parfois (mais pas toujours) remplacé par les espèces suivantes *Coccinella undecimnotata* L. et *Adonia variegata* G. Cette variabilité d'alternance notée entre les espèces dépend d'un troisième facteur important qui est : — *l'effet géographique* (= *chorologique*) — *C. undecimnotata* est une espèce très localisée. Par exemple, aux environs de Prague-Ruzyne, elle n'est présente que sur un territoire limité. La présence des autres espèces est également géographiquement variable. Les plaines (250 à 350 m d'altitude) de la Bohême centrale ont été comparées avec les régions de collines (550 à 750 m d'altitude) de la Bohême de l'Ouest et du Sud. Dans les régions de collines on a trouvé les autres espèces suivantes : *Hippodamia septemmaculata* De Geer, *Coccinella quatuordecimpustulata* L. et *Semiadalia undecimnotata* Schn. ; la proportion entre *A. bipunctata* et *C. septempunctata* s'est changée de façon évidente en faveur de *C. septempunctata*.

En conclusion

Certes, la spécificité nutritive des aphidiphages vis-à-vis de certaines espèces de pucerons rencontrées sur les plantes étudiées joue évidemment un certain rôle sur la proportion relative des différentes espèces entomophages observées dans la nature. Mais, l'ensemble des autres facteurs (abondance de pucerons, altitude) paraît, en somme, avoir plus d'importance dans ce cas que la spécificité nutritive des aphidiphages.

Reçu pour publication en juillet 1978.

Ann. Zool. Écol. anim., 1978, **10** (3), 359-366.

Les fluctuations spatio temporelles des populations de Névroptères aphidiphages *(Planipennia)* (comme élément indicateur de leur spécificité

Jirí ZELENY

Institut d'Entomologie. CSAV. Praha. Tchécoslovaquie

Résumé

Dans les habitats cultivés par l'homme, notamment les espèces eurytopes sont présentes, à l'origine les espèces des steppes et les espèces des forêts feuillues. Quelques-unes y atteignent même une densité de population élevée. Quant à leur distribution, ces espèces occupent tous les biotopes : la strate des buissons (jardins) — *C. carnea, C. perla, H. humuli* et *C. septempunctata* ; la strate des arbres (jardins et vergers) — *C. perla, C. septempunctata, C. carnea, H. humuli, S. aleyrodiformis* et *N. flava*. Elles sont présentes pendant toute la période de présence des Pucerons. *C. carnea* a deux générations (parfois seulement 1), ses imagos hivernent, *C. phyllochroma* et *C. commata* ont une génération) ; les prépupes hivernent. *C. septempunctata* et *C. perla* ont une deuxième génération partielle dans des conditions favorables ; les prépupes hivernent. *H. humuli, H. lutescens* et *S. aleyrodiformis* ont deux générations ; les prépupes hivernent. La densité la plus élevée des espèces s'accorde avec celle des Pucerons aux mois de juin et de juillet. Les Névroptères aphidiphages sont un facteur important de la régulation de la densité de population des Pucerons.

Les Chrysopes (*Chrysopidae*) constituent le groupe le plus important de l'ordre des Plannipennes parmi les prédateurs de Pucerons. Chez la plupart des espèces, aussi bien les larves que les adultes se nourrissent de Pucerons. Ils jouent un rôle dans la régulation des populations de Pucerons au même titre que d'autres Insectes, comme les *Coccinellidae*, les *Syrphidae*, les *Cecidomyidae* et les *Anthocoridae*. D'autres espèces, moins importantes (à cause de leur grande taille et une voracité plus limitée), appartiennent également à l'ordre des Planipennes ; ce sont les *Hemerobiidae* qui constituent la famille la plus riche (quant au nombre d'espèces) et les *Coniopterygidae* qui sont les plus petites espèces de Névroptères. Ces deux familles sont aussi prédateurs d'autres groupes d'insectes suceurs et d'acariens phytophages.

La spécialisation trophique diffère d'une espèce à l'autre. Comme leur préférence à l'égard de biotopes particuliers.

Selon ces préférences on peut déterminer la présence des espèces sur certains biotopes (Killington, 1936 ; Aspock et Aspock, 1964 ; Ickert, 1968 ; Zeleny et Talickij, 1966 ; Zeleny, 1969, 1971).

Les interrelations qui existent avec une certaine sorte de nourriture et avec une certaine espèce de Puceron, semblent être secondaires, au moins pour la plupart des espèces importantes existant. Ce sont leurs préférences vis-à-vis de certains habitats ou microhabitats qui s'avèrent être un élément décisif de leur abondance respective de fréquentation. Les migrations ou les vols courts effectués par les adultes de Névrop-

tères aphidiphages ne sont pas déclenchés par la migration des Pucerons vers d'autres plantes-hôtes.

La spécificité des Névroptères aphidiphages vis-à-vis des biotopes varie beaucoup d'une espèce à l'autre. Seules les espèces abondantes (éventuellement les espèces présentes en grand nombre au moins dans quelques biotopes) sont des prédateurs importants de Pucerons. Sur les vingt-quatre espèces de la famille des Chrysopides recensées en Tchécoslovaquie, on peut en considérer dix à quinze comme des espèces abondantes ; pratiquement on trouve un nombre équivalent chez les *Hemerobiidae*.

1) Les espèces étudiées peuvent être divisées en trois groupes suivant leur fréquence d'apparition dans un certain groupe de biotopes.

Les espèces inféodées à la basse végétation des plantes herbacées (steppes, prés, champs) chez les *Chrysopidae*, *Chrysopa phyllochroma* Wesm., *Chrysopa commata* Kis et Ujhelyi, *Chrysopa carnea* Steph., chez les *Hemerobiidae* : *Micromus variegatus* (F.).

2) Les espèces inféodées aux forêts de feuillus et aux côteaux buissonneux ; chez les *Chrysopidae* : *Chrysopa carnea* Steph., *Chrysopa perla* L., *Chrysopa septempunctata* Wesm., *Chrysopa prasinam* Burm., *Chrysopa ventralis* Crut., *Chrysotropia ciliata* Wesm., *Nineta flava* Scop., *Nineta vittata* Wesm. La plupart des *Hemerobiidae* font partie de ce groupe, par exemple, *Hemerobius humulinus* L., *Hemerobius lutescens* F., *Hemerobius micans* Oliv., *Hemerobius marginatus* Steph., *Boriomyia subnebulosa* (Steph.) ; chez les *Coniopterygidae* p. ex. *Semiadalia aleyrodiformis* (Steph.).

3) Les espèces inféodées aux forêts de résineux chez les *Chrysopidae* : *Chrysopa gracilis* Schn., *Chrysopa dorsalis* Burm., *Nineta pallida* (Schn.) (on rencontre ici également des espèces comme *Ch. carnea*, *Ch. perla*, *Ch. septempunctata*) ; chez les *Hemerobiidae* par exemple, *Hemerobius pini* Steph., *Hemerobius nitidulus* F., *Hemerobius atrifons* Mc Lach., *Wesmaelius quadrifacciatus* Reut. ; chez les *Coniopterygidae* : par exemple *Coniopteryx parthenia* Navas et Marcet, l'espèce la plus importante.

La division des Névroptères aphidiphages en trois groupes écologiques mentionnés ci-dessus est très approximative, mais elle permet de savoir quelles espèces peuvent être importantes dans les habitats créés artificiellement par l'homme, (surtout dans les champs, dans les jardins et dans les vergers), où la fonction des prédateurs aphidiphages revêt le plus grand intérêt. Les forêts d'Europe Centrale sont les biotopes relativement les moins perturbés par l'homme, les plus proches de leurs structures d'origine excepté pour les monocultures d'épicéas qui se trouvent en plaine où à l'origine seules des forêts de feuillus existaient. La plupart des Névroptères aphidiphages font partie des espèces inféodées aux forêts et elles sont plus fréquentes dans celles où se trouvent les arbres pour lesquel elles manifestent une préférence nettement marquée dans les forêts de conifères.

N. pallida est présente partout où *Picea excelsa* croît, même en plaine, bien qu'il s'agisse d'un arbre d'origine montagnarde ; *C. dorsalis* vit seulement sur *Pinus silvestris* ; *H. atrifons* seulement sur *Larix decidua* et elle accompagne le mélèze même en plaine, bien qu'il s'agisse d'arbres isolés. Les espèces inféodées aux feuillus ne sont pas aussi étroitement spécialisées à l'égard de certaines espèces particulières d'arbres, quoiqu'elles préfèrent nettement quelques-unes d'entre elles, par exemple *C. ciliata* se trouve dans la plupart des cas sur *Carpinus betulus*.

Seulement un certain nombre d'espèces se sont adaptées aux habitats créés par l'homme et intensivement cultivés par lui dans lesquels elles atteignent une densité

TABLEAU 1

L'abondance relative des Planipennes aphidiphages et les plantes les plus fréquentées

Espèces des Névroptères	Nombre d'exemplaires	Nombre d'échantillons	Abondance relative de l'espèce en p. 100												Plante la plus fréquentée et p. 100 du total d'exemplaires
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
C. carnea	2 492	413	31	23	62	42	—	—	45	6	+	+	70	I-XII	Quercus robur 18, Medicago 28
C. perla	531	191	6	11	13	19	—	—	10	5	+		45	V-IX	Rosa, Rubus 52
C. phyllochroma....	338	92	4	5	8	9	—	—	—	—		+	10	VI-IX	Medicago 45
C. ciliata	198	66	2	4	5	7	—	—	4	—			11	V-IX	Carpinus betulus 38
C. septempunctata .	179	99	2	6	4	10	—	—	3	2	+		25	V-XI	Acer, Quercus 28, Pinus, Picea 23
N. flava	90	43	1	2	2	4	—	—	2	—	+		13	VI-IX	Acer pseudoplatanus 39
N. pallida	70	25	1	1	2	3	—	—	—	3			2	VII-IX	Picea excelsa 87
N. vittata	55	21	1	1	1	2	—	—	1	—			7	V-VII	Acer pseudoplatanus 64
C. dorsalis	42	16	1	1	1	2	—	—	—	2			1	VI-VIII	Pinus silvestris 100
C. gracilis	37	23	1	1	1	2	—	—	—	1			3	I-XII	Picea excelsa 86
H. humulinus	376	165	5	9	—	—	28	36	7	2	+		24	IV-X	Quercus robur 26
H. micans.....	292	67	4	4	—	—	22	15	5	—			20	IV-X	Fagus silvatica 59
H. lutescens	251	77	3	4	—	—	19	17	5	—	+		20	IV-IX	Acer pseudoplatanus 64
H. marginatus	178	40	2	2	—	—	13	9	3	—			7	VI-VIII	Acer pseudoplatanus 81
H. nitidulus	166	71	2	4	—	—	12	15	—	6			4	IV-IX	Pinus silvestris 92
H. atrifrons	91	41	1	2	—	—	7	9	—	4			2	V-IX	Larix decidua 98
S. aleyrodiformis ...	938	144	11	8	—	—	—	—	17	—	+		29	IV-IX	Quercus robur 50
C. parthenia	1 854	201	23	11	—	—	—	—	—	70			8	IV-IX	Pinus silvestris 49

1, 3, 5, 7, 8 pourcentage d'exemplaires ; 2, 4, 6 pourcentage d'échantillons ; 1, 2 toutes les espèces ; 3, 4 *Chrysopidae* ; 5, 6 *Hemerobiidae* ; 7 espèces des arbres feuilles ; 8 espèces des conifères ; 9, 10 fréquence ; 9 vergers et jardins ; 10 champs et prés ; 11 nombre de plantes avec la fréquence de l'espèce respective ; 12 mois de présence de l'adulte.

élevée de population. C'est rendu possible par la densité élevée de population des Pucerons qui existent dans ces biotopes. Dans les champs se trouvent les espèces *C. phyllochroma* et *C. commata*. Leurs larves comme leurs adultes ne fréquentent que la basse végétation herbacée. Elles se situent parmi les régulateurs importants des pullulations de Pucerons sur la luzerne, sur la betterave, sur les pommes de terre, sur la moutarde et sur quelques autres cultures. Les larves et les adultes se nourrissent de Pucerons. Une autre espèce, présente dans les champs est *C. carnea* ; c'est la plus nombreuse de toute la famille. Mais cette espèce diffère notablement des deux précédentes par sa bionomie. La haute densité de population de *C. carnea* provient probablement du fait qu'il s'agit d'une espèce ayant la plus large plasticité écologique parmi les Névroptères aphidiphages. Dans les champs on trouve aussi bien les adultes que tous les autres stades de son développement. Tandis que *C. phyllochroma* et *C. commata* sont liées strictement à la basse végétation chez *C. carnea* c'est avant tout dans ce biotope que le développement des larves et leur nymphose se produisent. Après leur éclosion, les adultes s'envolent sur les buissons et les arbres où ils se regroupent en grand nombre. Puis, ils reviennent vers la basse végétation des champs et des prés pour pondre des œufs. En ce qui concerne les autres espèces de *Chrysopidae*, on ne peut rencontrer dans les champs que *C. perla* isolé, dont les larves se développent ici exceptionnellement.

Les périodes d'abondance des différentes espèces mentionnées ne sont pas simultanées. Chez *C. phyllochroma* et *C. commata* les prépupes hivernent et ces deux espèces n'ont qu'une seule génération par an. Les adultes apparaissent en juin et sont présents jusqu'au mois d'août, avec une abondance maximum en juin, lorsque la présence des adultes de *C. carnea* est minimum.

Chez *C. carnea*, les adultes apparaissent après la fin de leur hibernation jusqu'à la fin du mois de mai, puis à partir du mois de juillet en même temps que ses larves.

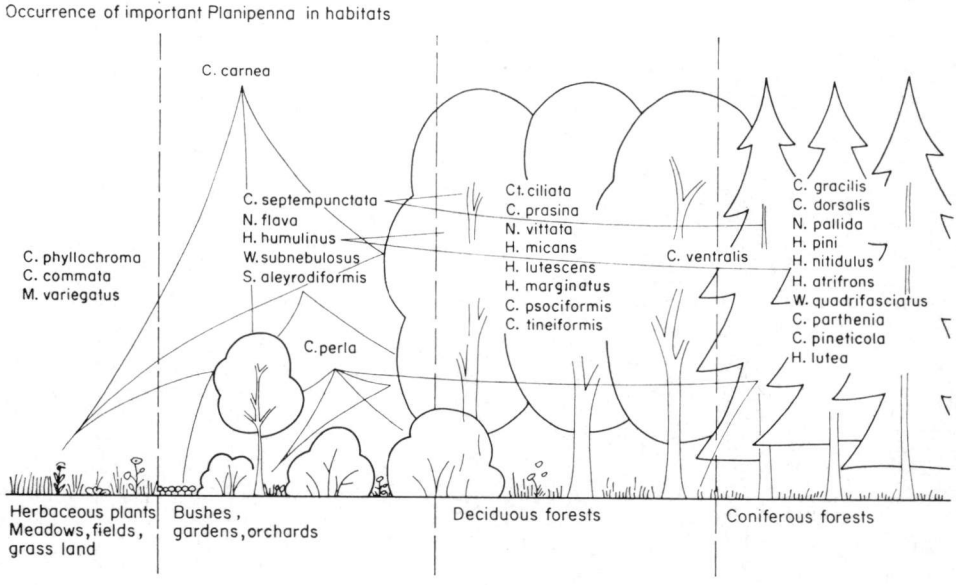
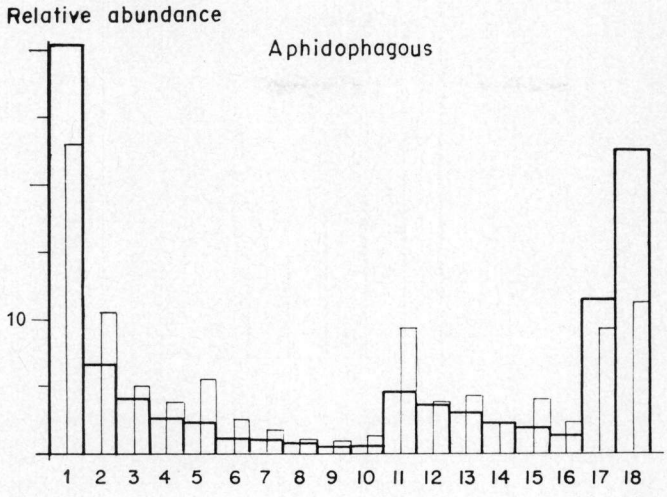
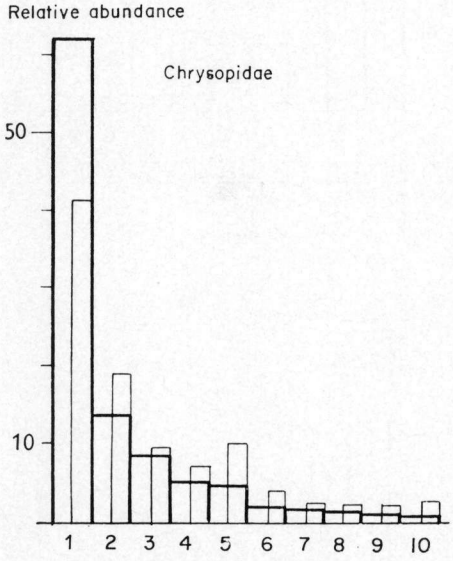


FIG. 1.



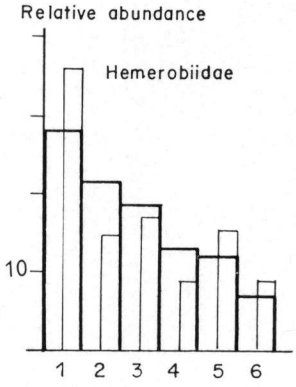
1 *C. carnea*, 2 *C. perla*, 3 *C. phyllochroma*, 4 *Ct. ciliata*, 5 *C. septempunctata*, 6 *N. flava*, 7 *N. pallida*, 8 *N. vittata*, 9 *C. dorsalis*, 10 *C. gracilis*, 11 *H. humulinus*, 12 *H. micans*, 13 *H. lutescens*, 14 *H. marginatus*, 15 *H. nitidulus*, 16 *H. atrifrons*, 17 *S. aleyrodiformis*, 18 *C. parthenia*.

FIG. 2.



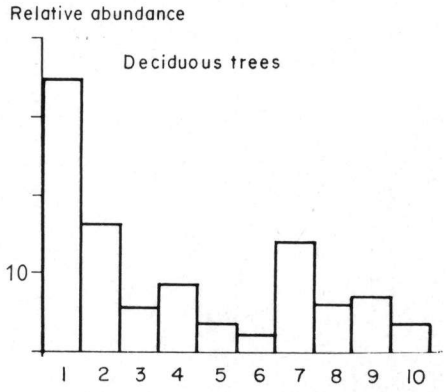
1 *C. carnea*, 2 *C. perla*, 3 *C. phyllochroma*, 4 *Ct. ciliata*, 5 *C. septempunctata*, 6 *N. flava*, 7 *N. pallida*, 8 *N. vittata*, 9 *C. dorsalis*, 10 *C. gracilis*.

FIG. 3.



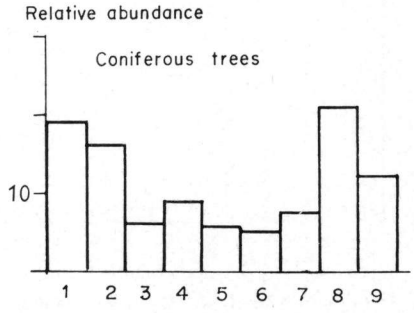
1 *H. humulinus*, 2 *H. micans*, 3 *H. lutescens*, 4 *H. marginatus*, 5 *H. nitidulus*, 6 *H. atrifrons*

FIG. 4.



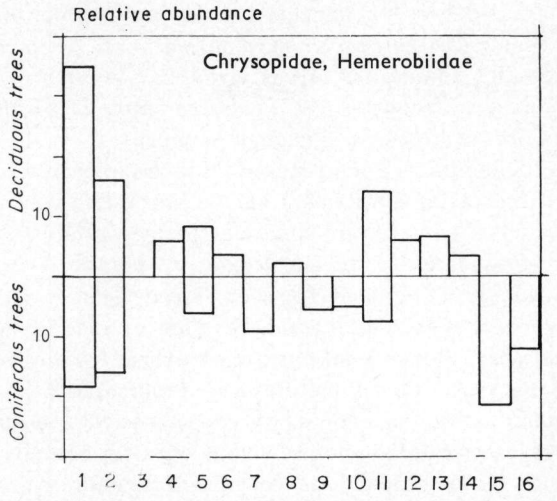
1 *C. carnea*, 2 *C. perla*, 3 *Ct. ciliata*, 4 *C. septempunctata*, 5 *N. flava*, 6 *N. vittata*, 7 *H. humulinus*, 8 *H. micans*, 9 *H. lutescens*, 10 *H. marginatus*.

FIG. 5.



1 *C. carnea*, 2 *C. perla*, 3 *C. septempunctata*, 4 *N. pallida*, 5 *C. dorsalis*, 6 *C. gracilis*, 7 *H. humulinus*, 8 *H. nitidulus*, 9 *H. atrifrons*.

FIG. 6.



1 *C. carnea*, 2 *C. perla*, 3 *C. phyllochroma*, 4 *Ct. ciliata*, 5 *C. septempunctata*, 6 *N. flava*, 7 *N. pallida*, 8 *N. vittata*, 9 *C. dorsalis*, 10 *C. gracilis*, 11 *H. humulinus*, 12 *H. micans*, 13 *H. lutescens*, 14 *H. marginatus*, 15 *H. nitidulus*, 16 *H. atrifrons*.

FIG. 7.

C. carnea a deux générations par an, en Tchécoslovaquie, en fait il vaut mieux dire une ou deux générations.

Les jardins et les vergers sont d'autres biotopes qui sont régulièrement occupés par les espèces de Névroptères aphidiphages. C'est notamment *C. carnea* qui trouve ici des conditions favorables pour effectuer tout son développement : aussi bien sur la basse végétation que sur les arbres et les buissons où les adultes se regroupent avant de pondre à nouveau ou avant d'hiverner. Aussi, les bâtiments qui se trouvent dans les jardins et les vergers offrent des conditions convenables pour leur hibernation. C'est pourquoi même ici *C. carnea* représente l'espèce dominante. Les autres espèces trouvées sont *C. perla*, *C. septempunctata*, *N. flava*, et les espèces qui vivent dans les forêts de feuillus et à leurs lisières ; après *C. carnea*, *C. perla* est l'espèce la plus fréquente ; *C. perla* est l'espèce des lisières, des coteaux buissonneux et des jardins qui abritent une végétation de *Rosa* spp., *Rubus idaeus*, *Ribes* sp., *Urtica dioica* et *Vaccinium* sp.. Il s'agit d'une espèce inféodée à la strate des buissons. Ses larves s'y développent et les adultes volent des buissons vers la frondaison des arbres et vice versa. Une autre espèce commune ici est *C. septempunctata* qui vit dans la plupart des cas dans la strate des arbres. *N. flava* espèce inféodée à la strate des forêts de feuillus, est la plus rare dans les habitats mentionnés ci-dessus et elle n'a pas ici d'importance dans la régulation des populations de Pucerons.

C. perla et *C. septempunctata* apparaissent presque simultanément. Ces deux espèces ont une seconde génération partielle : on rencontre les adultes de *C. septempunctata* jusqu'au mois de novembre. Les prépupes de ces deux espèces hivernent.

Dans les jardins et les vergers, des espèces qui appartiennent aux deux autres familles de Névroptères aphidiphages sont actives comme prédateurs de Pucerons. Ce sont notamment *Hemerobius humuli* L., *H. lutescens*, *H. micans* et *Semiadalia aley-*

rodiformis, *H. humuli* surtout est régulièrement présent ici ; la densité de sa population est comparable à celle de *C. carnea*, *S. aleyrodiformis* et *C. perla*. *H. humuli* a deux générations. Les adultes comme les larves vivent sur les arbres et buissons. Mais cette espèce n'est pas aussi fréquente que *S. aleyrodiformis* ST. (cette espèce est plutôt importante comme prédateur d'acariens phytophages).

Dans les forêts de feuillus, y compris dans les forêts intensivement cultivées, il y a quelques autres espèces assez étroitement liées à un certain type de biotope, à une certaine biocenose où elles préfèrent quelques plantes prédominantes ; ainsi, par exemple, *N. vittata* fréquente *Acer pseudoplatanus*, *C. prasina* vit sur *Quercus* sp., *H. micans* sur *Fagus silvatica*, *H. marginatus* sur *Acer pseudoplatanus*, etc... Ces espèces ne vont pas dans les vergers et dans les jardins. Les espèces inféodées aux conifères sont encore plus spécialisées : elles ne vont pas sur les arbres feuillus ou sur les buissons, bien que ce soient des espèces avec une plasticité écologique plus ou moins large.

Les espèces indiquées ont été choisies afin de représenter les différences de plasticité écologique des insectes aphidiphages, vivant dans des habitats différents où leur densité de population les rend aptes à devenir des régulateurs de la densité de population des Pucerons. En même temps, on a choisi certaines espèces qui sont actives dans les biotopes les plus bouleversés par l'homme. Les figures donnent le nombre d'espèces de plantes sur lesquelles une certaine espèce a été trouvée. Pour *C. carnea* ce nombre n'est qu'approximatif, car cette espèce se trouve peut-être sur toutes les plantes, ainsi que *C. perla* dont la présence se manifeste sur presque toutes les espèces de buissons et d'arbres. *C. septempunctata* trouvée en novembre est un cas exceptionnel. Il s'agit d'adultes de la 2^{e} génération, lorsque les larves se développent dans des conditions thermiques favorables assez tôt en automne sur les Pucerons qui se trouvent sur *Cornus sanguinea*. Le pourcentage d'individus trouvés sur la plante la plus fréquentée est maximum dans les cas où aussi bien les adultes que les larves sont présentes sur la même plante : ce pourcentage est surtout élevé chez les espèces qui fréquentent les conifères. Il est bas par exemple chez *C. carnea* où les adultes volent depuis les herbes vers les arbres et vice versa ou même chez l'espèce *H. humuli* qui vit seulement sur les arbres et sur les buissons, mais cette hémérobe n'est pas très étroitement liée à une certaine plante.

Reçu pour publication en juillet 1978.

Références bibliographiques

ASPÖCK H., ASPÖCK U., 1964. Synopsis der Systematik, Oekologie und Biogeographie der Neuropteren Mitteleuropas im Spiegel der Neuropterenfauna von Linz und Oberösterreich, sowie Bestimmungsschlüssel für die mitteleuropäischen Neuropteren. *Naturk. Jb. Stadt Linz*, 1964 : 127-282

ICKERT G., 1968. Beiträge zur Biologie einheimischer Chrysopidaen (*Planipennia, Chrysopidae*). *Ent. Abh. Staatl. Mus. Tierk.* Dresden, 36.

KILLINGTON F. J., 1936-1937. A monograph of the British Neuroptera. I, 269 p. ; II, 306 p., *B. Quartich, Ltd, London.*

ZELENY J., 1969. *Chrysopa phyllochroma* Wesm. and *Chrysopa commata* Kis and Ujh. (*Neuroptera*) in the cultivated steppe in Czechoslovakia. *Acta entomol. bohemoslov.*, 66 ; 237-239.

ZELENY J., TAKICKIJ V. Ik., 1966. To the knowledge of fauna snake flies (*Raphidioptera*), lacewings (*Neuroptera*) and scorpionflies (*Mecoptera*) Moldavian SSR. *Trudy Moldav. nauchno-issled. inst. sadov. vinograd. vinodel.*, 12 ; 85-91 (in Russian).

ZELENY J., 1971. Green lace-wings of Czechoslovakia (*Neuroptera, Chrysopidae*). *Acta entomol. bohemoslov.*, 68, 167-184.

Ann. Zool. Écol. anim., 1978, **10** (3), 367-371.

Observations préliminaires sur l'halophilie chez *Coccinella undecimnotata* L.

Z. RUZICKA et I. HODEK

Institut d'Entomologie. Académie des Sciences Tchécoslovaques, 12800 *Praha* 2, *Tchécoslovaquie*

Ce travail présente quelques résultats préliminaires sur l'halophilie chez *Coccinella undecimnotata* L. Cette spécificité semble se situer à la frontière de la spécificité vis-à-vis d'un habitat et de la spécificité nutritive. Une fois réalisées des expériences ultérieures on pourra dire quel aspect s'avère le plus important.

Il y a dix ans, j'ai déterminé pour le professeur Muller de Quedlinburg une assez grande collection de coccinelles provenant d'une expérience conduite à la Station Expérimentale de l'Académie Agronomique à Quedlinburg. Ce fut avec une grande surprise que je trouvais une proportion assez importante de *C. undecimnotata* dans cette collection (espèce qui était en Bohême comme en Allemagne relativement assez rare).

Une observation semblable a été récemment faite par Alois Honek à l'Institut Central des Recherches Agronomiques de Prague Ruzyne.

Dans les deux cas, il s'agissait de terrains dont le sol contenait des résidus d'engrais en plus grande quantité que dans les champs habituels. J'ai cherché dans la littérature et j'ai trouvé dans quelques travaux des remarques qui peuvent indiquer l'halophilie chez cette espèce (tabl. 1).

TABLEAU 1

Références relevées sur la possibilité d'halophilie chez Coccinella undecimnotata *L.*

Auteur(s)	Années	Pays, régions	Observations
Hawkes et Marriner ...	1927	Angleterre	Les larves peuvent se développer en mangeant exclusivement le fumier !
Dauguet.....	1949	France	Espèce plus fréquente sur tous les bords de la mer et dans les régions salines
Pope	1953	Angleterre	Espèce présente près des marais salants
Dyadechko	1954	Ukraine du Sud	Espèce présente près des mers et des sources salines
Fasulat et Derkach....	1956	Ukraine Transkarp.	Espèce rarement présente excepté près des eaux salines
Bielawski	1959	Pologne	Espèce probablement halophile
Klausnitzer	1968	Allemagne (Dresde)	Espèce trouvée dans le centre de la ville (détruite pendant la guerre) sur *Tanacetum*.

La première observation effectuée par Hawkes et Marriner est erronée car le cannibalisme des larves avait échappé complètement aux auteurs ; mais cette observation indique bien une préférence pour le fumier. D'autres auteurs rapportent dans plusieurs pays d'Europe la présence de cette espèce près de la mer ou dans des habitats salins. L'observation de Klausnitzer trouve sa place dans ce tableau, parce qu'elle me semble être influencée par la présence de cendres consécutives aux grands incendies ayant sévi à Dresde.

Cette année, Ruzicka a fait plusieurs observations sur l'attraction des adultes de *C. undecimnotata* par le fumier dans les champs, plus précisément sur une route qui traverse les cultures et sur laquelle le fumier est transporté. On trouve les adultes de coccinelles concentrés sur les morceaux de fumier perdus ou après les pluies autour des flaques d'eau polluées par le fumier. Les coccinelles préfèrent manifestement le fumier aux pucerons qui sont présents sur les champs situés de part et d'autre de la route.

Toutes ces observations de Muller, de Honek et de Ruzicka sont en accord avec des données de la littérature ; elles nous inclinent à penser que *C. undecimnotata* peut devenir une coccinelle intéressante pour l'avenir ; une coccinelle qui sera très probablement favorisée par l'utilisation intensive d'engrais en agriculture moderne. Donc, si l'on essaie de comprendre, dès à présent, le mécanisme de l'halophilie chez cette espèce, cela nous aidera à préciser ses modalités d'utilisation en lutte biologique afin de combattre les ravageurs des plantes cultivées.

Le premier but des études à mener dans ce domaine était donc de confirmer les observations effectuées par des expériences de laboratoire. Simultanément, nous avons commencé à analyser les bases de l'halophilie chez *C. undecimnotata*, c'est-à-dire à chercher si les coccinelles réagissent qualitativement ou quantitativement, si elles préfèrent certains éléments, par exemple le Cl. etc... par rapport à l'azote, ou si ce sont plutôt les caractères physico-chimiques des anions et des cations qui prédominent. Cette dernière interaction est perçue différemment selon les insectes : elle se situe au niveau des pièces buccales chez *Periplaneta americana* selon Frings (1946), au niveau des pattes chez *Tabanus sulcifrons* selon Frings et O'Neal (1946) et selon Dethier (1947*b*) au niveau de l'ovipositeur chez les Hyménoptères parasites. Comme on peut supposer que dans les sels de l'eau de la mer et dans les fumiers il s'agit d'éléments différents, le deuxième type d'intervention semble *a priori* plus probable chez *C. undecimnotata*.

Ruzicka a réalisé des expériences préliminaires au laboratoire pour établir la sensibilité des adultes de *C. undecimnotata* vis-à-vis des différentes solutions salines. On a récolté plus d'une centaine d'adultes de *C. undecimnotata* dans les derniers jours de la deuxième décade de juin sur un chemin traversant les champs pollués par le fumier. Les expériences se prolongèrent durant 10 jours ; les coccinelles étaient nourries avec le puceron *Acyrthosiphon pisum*. Cette espèce est favorable au développement de *C. undecimnotata* bien que la mortalité soit plus élevée que celle enregistrée chez *C. septempunctata*.

Les expériences ont été exécutées dans des tubes d'une longueur de 60 cm, à profil triangulaire éclairés par le haut (à la température de 20°). Au fond du tube on dépose deux morceaux de papier-filtre imbibés d'une solution concentrée des différents sels de miellat ou d'eau distillée.

Le papier-filtre a été desséché pour la première expérience puis laissé humide

pour les autres expériences. On a ainsi examiné les substances suivantes (tabl. 2) : Cinq sortes de sels, le miellat d'*A. pisum*, le papier imbibé d'eau distillée par rapport au papier sec. Dans chaque expérience on a utilisé dix adultes groupés, non sexés. Les coccinelles ont été, au début, laissées pendant 20 mn et ensuite on a compté leur nombre toutes les 10 mn dans chacune des deux moitiés du tube.

TABLEAU 2

Les substances utilisées dans les expériences réalisées sur l'halophilie de Coccinella undecimnotata *L.*

Substance	Nombre de répétitions
KNO_3	6
KCL	3
NaCL	3
Na_3PO_4	4
$NH_4H_2PO_4$	3
miellat d'Acyrthosiphon pisum	2
(H_2O dist. × papier sec)	6

Dans la première expérience réalisée avec des papiers desséchés, les témoins (deux papiers sans sels) ne se révélaient pas significativement différents. C'est pourquoi on a continué avec des papiers humides.

La figure 1 résume les résultats obtenus dans les expériences 2 et 3.

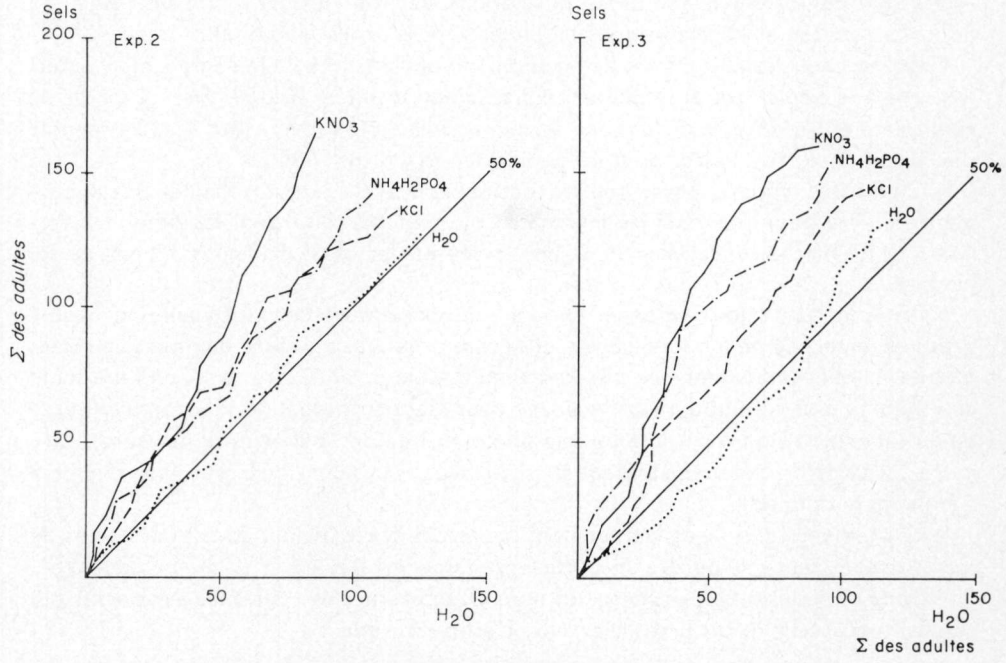


FIG. 1. — *La préférence des sels en concentr.* ● H_2O *avant* H_2O *dist.* (240', contrôle toutes les 10').

A l'exception du miellat (qui était même faiblement répulsif) toutes les autres substances (c'est-à-dire tous les sels) étaient préférés au papier imbibé d'eau distillée. Bien que le KNO_3 montre l'attractivité la plus prononcée (65-70 p. 100 de préférence), les résultats les plus homogènes sont obtenus dans les répétitions effectuées avec KCL (55-60 p. 100 de préférence). Les résultats avec NaCL restent beaucoup plus variables.

En conclusion le tableau 3 résume le classement obtenu pour les sels utilisés (et ceci dans un ordre croissant).

TABLEAU 3

Attraction de quelques substances (à l'égard de Coccinella undecimnotata *L.) classées dans leur ordre croissant d'attraction*

miellat — Na_3PO_4 — $\begin{matrix} KCL \\ NaCl \end{matrix}$ — $NH_4H_2PO\pm$ — KNO_3

Rœder (1953) (d'après Frings, 1946 ; Dethier, 1947)

mobilité des cations : Li — Na — Mg $\left\{ \begin{matrix} Ca \\ Sr \end{matrix} \right.$ $\left\{ \begin{matrix} K \\ Cs \\ Ru \end{matrix} \right.$ — NH_4

anions : PO_4 — Ac $\left\{ \begin{matrix} SO_4 \\ Cl \end{matrix} \right.$ — $J(NO_3)$

En général, on peut dire que les résultats préliminaires obtenus chez *C. undecimnotata* sont conformes avec l'ordre de mobilité des ions, trouvés chez les insectes : donc la réponse enregistrée semble plutôt être d'ordre quantitatif.

Les résultats les plus contradictoires ont été obtenus lors de la comparaison effectuée entre le papier sec et le papier imbibé d'eau distillée. (fig. 2). Bien que l'on ait réalisé ces expériences au cours des derniers quatre jours (du 7e jour au 10e) on note une préférence très claire, pour le papier sec (85-90 p. 100).

C'est assez logique, parce que les coccinelles doivent essayer d'éviter une hygrométrie élevée pour prévenir les mycoses. Cela explique pourquoi les adultes hivernants de *Semiadalia undecimnotata* SCHN. préfèrent les abris artificiels d'Iperti au sol humide.

Pendant les 10 jours d'expérience, le comportement des Coccinelles a évolué graduellement. Au début, très actives, elles sont devenues plus tard de moins en moins mobiles et elles ont commencé à se regrouper. Cela pouvait être consécutif au début de l'induction de la diapause commencée avant leur transport au laboratoire (parce qu'au laboratoire on avait une longue photopériode de 16 heures de lumière). Une autre cause de ce changement peut être attribuée à la nourriture, qui probablement n'était pas optimale.

Le premier signe de ce changement intervient dès le 3e jour lorsque le temps de réponse commence à perdre le caractère d'une droite.

Dans les futures expériences nous nous efforcerons d'éviter les trois éléments qui peuvent constituer des sources d'erreur, c'est-à-dire que :

1) On utilisera les sels qui produisent la même hygrométrie pour éviter un effet perturbateur de ce facteur.

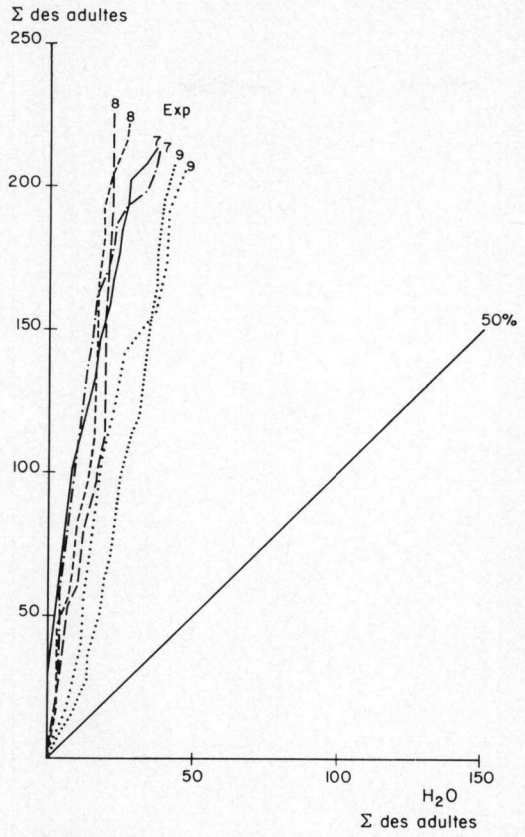


FIG. 2. — *Préférence pour le papier sec avant le papier humide* (H_2O dist.).

2) On se servira de tubes cylindriques et non de tubes à profil triangulaire.

3) On fera l'expérience avec des adultes isolés et non avec des adultes groupés.

On ne pense pas que les deux derniers facteurs jouent un rôle réellement perturbateur. On veut aussi essayer de détecter les zones de perception de l'insecte et, en collaboration avec Honek, effectuer également des expériences dans la nature avec différents engrais.

Reçu pour publication en juillet 1978.

Ann. Zool. Écol. anim., 1978, **10** (3), 373-375.

Coïncidence spatiale des Coccinelles et des Pucerons

G. IPERTI

Station de Zoologie et de lutte biologique. Centre de Recherches d'Antibes, 06602 Antibes

Dès le début du printemps les coccinelles adultes (d'abord les espèces univoltines, puis les espèces plurivoltines) recherchent essentiellement les pucerons inféodés aux végétaux situés dans les basses plaines.

Durant cette saison, les principaux prédateurs trouvent leurs proies au sein de différentes strates végétales caractérisées par leur hauteur moyenne et leur densité (voir fig. 1) :

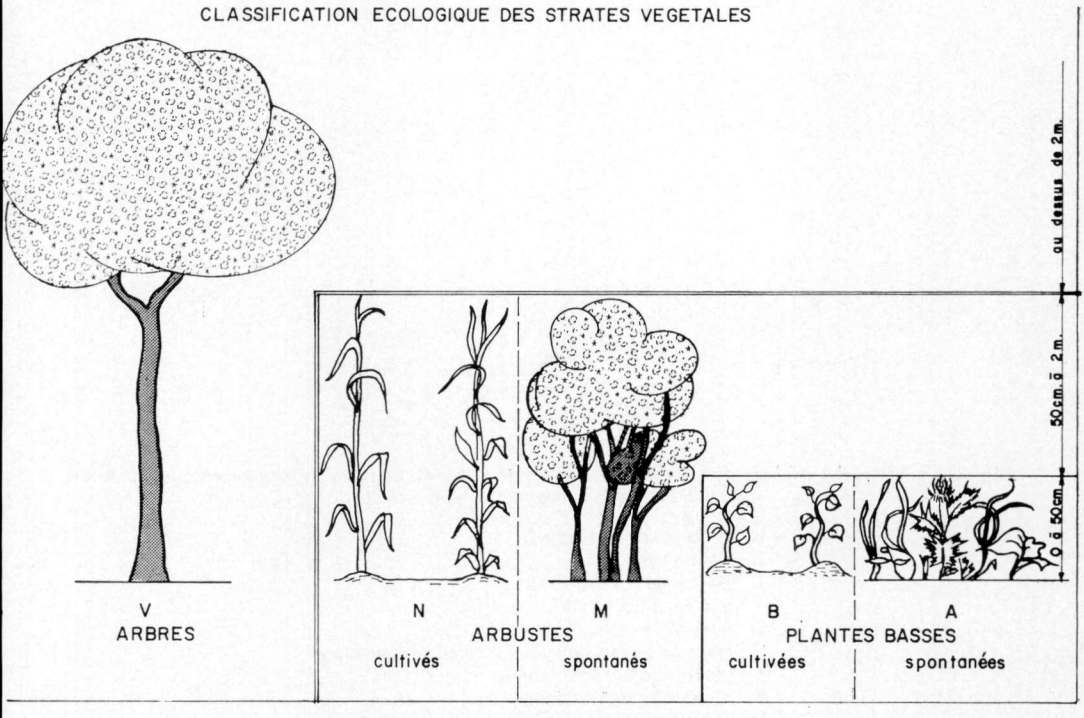


FIG. 1. — *Classification écologique des strates végétales.*

— de 0 à 0,50 m de hauteur :

A — les plantes basses spontanées ;

B — les plantes basses cultivées ;

— de 0,50 à 2 m de hauteur :
M — les arbustes spontanés ;
N — les arbustes cultivés ;

— et au-dessus de 2 m de hauteur :
V — les arbres.

Chaque espèce de coccinelle présente un comportement particulier (voir fig. 2).

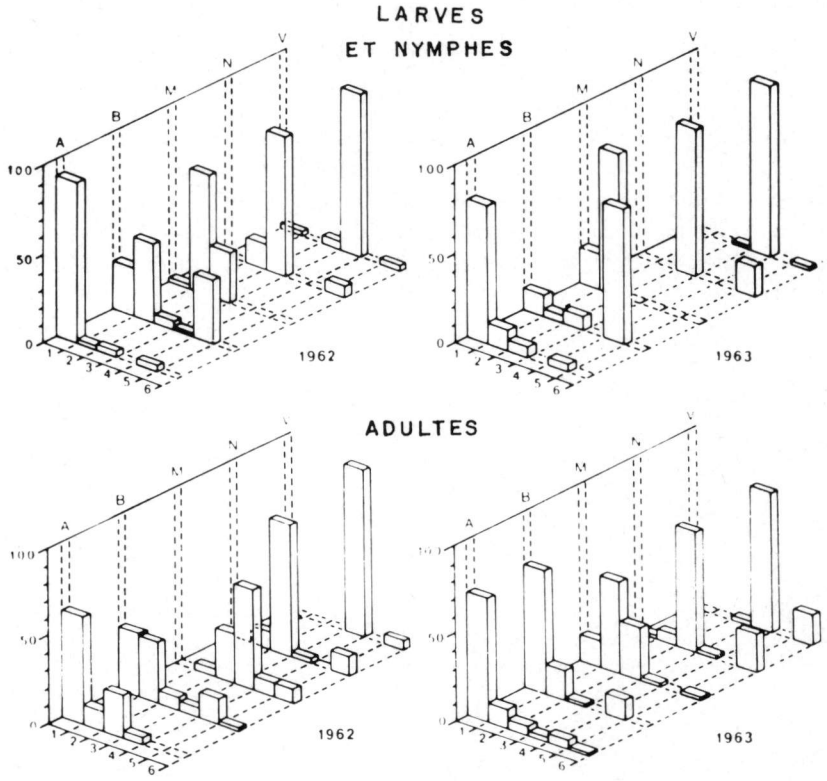


FIG. 2. — *Principales espèces de Coccinelles récoltées par strates végétales* (en pourcentage du total) *dans les Alpes-Maritimes et les Basses-Alpes.*

1. *Coccinella 7 punctata*
2. *Adonia variegata*
3. *Harmonia 14 punctata*
4. *Adalia 2 punctata*
5. *Adonia 11 notata*
6. *Harmonia conglobata* et *Coccinella 10 punctata*

A. Plantes basses spontanées
B. Plantes basses cultivées
M. Arbustes spontanés
N. Arbustes cultivés
V. Arbres.

Ainsi :

— *C. septempunctata*, dont la reprise d'activité est précoce se multiplie d'abord

au détriment des pucerons des plantes basses spontanées (A) puis un peu plus tard, aux dépens de ceux des plantes basses cultivées (B) dès que ces dernières atteignent un stade de développement suffisant ;

— *S. undecimnotata* commence son activité plus tardivement à partir de la mi-printemps et se reproduit, surtout aux dépens des aphides de plantes basses cultivées (B) ;

— *A. variegata* attaque de préférence les pullulations des arbustes spontanés (M) ;

— et *H. quatuordecimpunctata* dévore celles des arbustes cultivés (N) ;

— *A. bipunctata* se retrouve exclusivement sur les populations de pucerons inféodés aux arbres (V), d'abord sur celles de pruniers sauvages, puis, sur celles des cerisiers et enfin sur celles d'autres feuillus.

Donc chaque espèce de coccinelle prospecte durant sa période d'activité une zone spatiale préférentielle. Cette stratification de leur activité prédatrice s'observe essentiellement au printemps (Iperti, 1965).

Pour différentes raisons, d'ordre climatique, botanique, physiologique etc..., on note un comportement sensiblement différent en été et en automne.

En résumé : La manière assez restrictive dont opère un prédateur donné réduit ses possibilités de rencontre avec les nombreuses pullulations de pucerons présentes, au même moment, dans un milieu limité. Mais, inversement, aucune de ces dernières ne peut échapper aux attaques d'au moins un type de coccinelles (Iperti, G., 1966).

Reçu pour publication en juillet 1978.

Références bibliographiques

IPERTI G., 1965. Contribution à l'étude de la spécificité chez les principales coccinelles aphidiphages des Alpes-Maritimes et des Basses-Alpes. *Entomophaga*, **10** (2), 159-178.

IPERTI G., 1966. Distribution of Coccinellids in Habitats. *Ecology of Aphidiphagous insects*, in I. Hodek ed., pp. 161-162.

Ann. Zool. Écol. anim., 1978, **10** (3), 377-380.

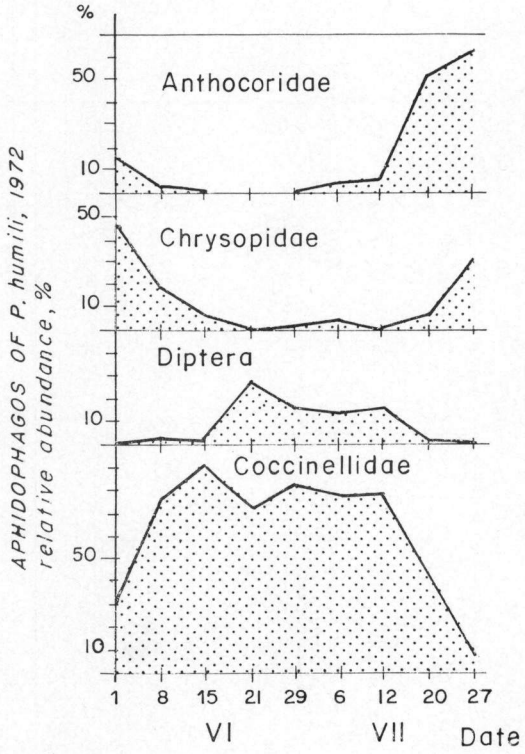
Changes in the distribution of aphidophagous insects of the hop aphid, *Phorodon humuli* (Schr.)

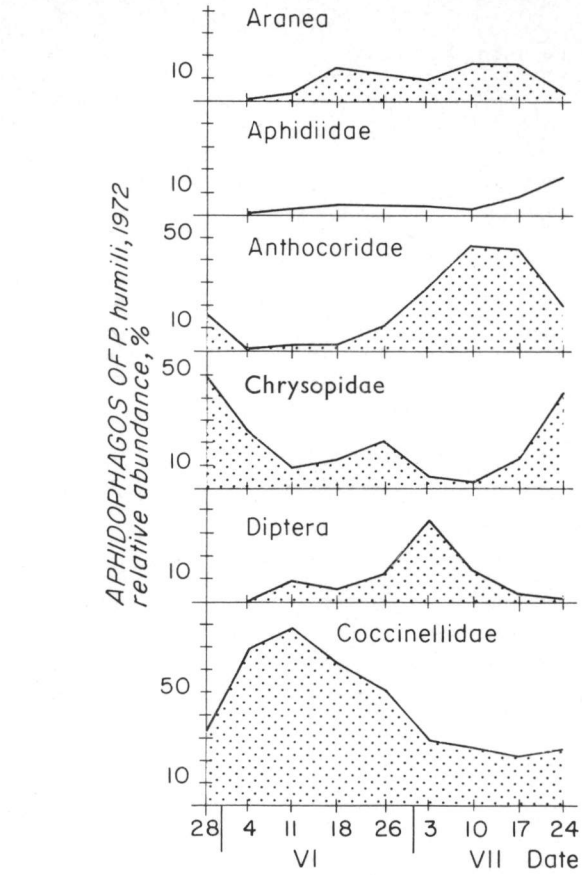
J. ZELENY

Institute of Entomology, Czechoslovak Academy of Sciences, Praha, Czechoslovakia

The hop aphid *Phorodon humuli* (Schr.) and the spider mite *Tetranychus urticae* (Koch.) are the most important hop pests in Czechoslovakia.

Since the introduction of organophosphorous insecticides into chemical control of aphids infesting hop gardens, aphid outbreaks have been recorded year by year formerly aphid outbreaks were noted in 3 to 5 years intervals and, othervise the population density of aphids maintained under the economic treshold level due to the




Aranea
Aphidiidae
Anthocoridae
Chrysopidae
Diptera
Coccinellidae
APHIDOPHAGOS OF P. humili, 1972
relative abundance, %
10
50
28 4 11 18 26 3 10 17 24
VI VII Date

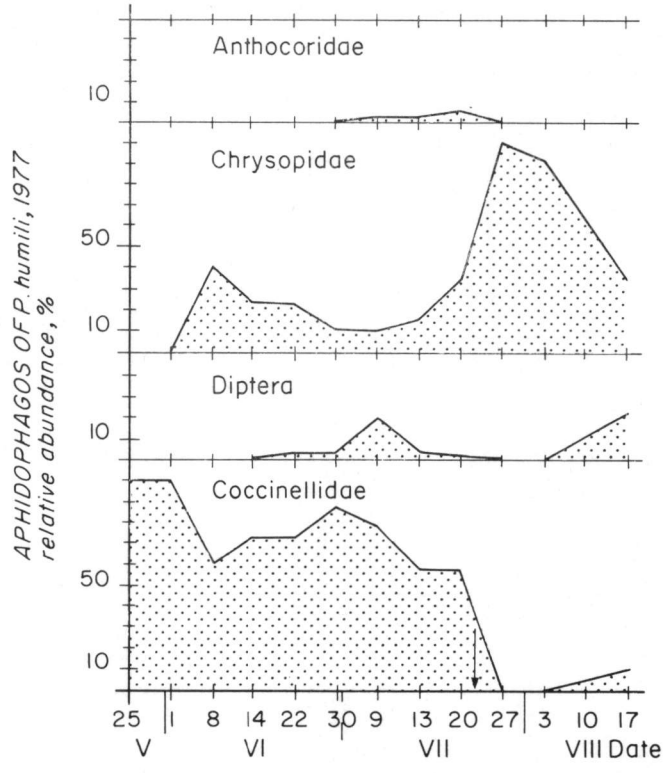

Anthocoridae
Chrysopidae
Diptera
Coccinellidae
APHIDOPHAGOS OF P. humili, 1977
relative abundance, %
10
50
25 1 8 14 22 30 9 13 20 27 3 10 17
V VI VII VIII Date

TABLEAU 1

Relative abundance of aphidophagous insects of Phorodon humuli *Schr. relative abundance in p.* 100

Date	*Coccinellidae* (*Col.*)	*Diptera*	*Chrysopidae* (*Plan.*)	*Anthocoridae* (Het.)	*Arenea*	*Aphidiidae* (Hym.)
1972						
1. VI.	33		50	17	—	—
8. VI.	76	2	20	2	—	—
15. VI.	91	2	7		—	—
21. VI.	73	27			—	—
29. VI.	83	16	1		—	—
6. VII.	79	13	4	4	—	—
12. VII.	79	15	1	5	—	—
20. VII.	42	2	6	50	—	—
27. VII.	7		31	62	—	—
1973						
28. V.	33		50	17		
4. VI.	69		23		8	
11. VI.	79	9	7	1	2	3
18. VI.	63	5	12	1	3	14
26. VI.	50	11	20	10	1	10
3. VII.	28	36	3	27	2	8
10. VII.	25	13		45	1	16
17. VII.	21	1	12	43	7	16
24. VII.	24		42	18	13	3
1977						
25. V.	100					
1. VI.	100					
8. VI.	60		40			
14. VI.	77		23			
22. VI.	77	1	22			
30. VI.	88	2	10			
6. VII.	69	20	9	1		1
13. VII.	58	3	13	1		25
20. VII.	58	1	33	2		6
27. VII.			100			
3. VIII.			95			5
17. VIII.	11	22	33			33

presence of predators and parasites. Thus hop gardens used to be the reservoirs of aphidophagous insects.

At present, the monoculture of the hop (*Humulus lupus*) are the habitats intensively affected by many times repeated applications of insecticides, fungicides and herbicides. Neither the pests nor their predators are allowed to occur there throughout the year. Therefore, insect communities recreate in hop gardens every year from May to June. The aphidophags spread to hop gardens from hibernation shelters, *P. humuli* from its primary host plants. The productive hop growths are mostly infested by eurotopic species with a wide range of occurence such as *Coccinellidae*, *Chrysopidae*, *Hemerobiidae*, *Syrphidae*, *Cecidomyiidae*, *Chamaemyiidae*, *Anthocoridae*, *Nabidae*, *Dermaptera*, *Aphidiidae*, *Aranea*.

The rapidity of infestation of hop gardens by aphidophagous insects depends on

the mobility of individual species. In May hop are plants without *P. humuli*. Only the species of grass and herbaceous vegetation such as imagos of *Coccinella septempunctata* L., *C. quinquepunctata* and *Chrysopa carnea* Steph. are present. In June, infestation of hop gardens by *P. humuli* provides suitable conditions for the development of aphidiphagous insects which lay eggs, and the development of larvae is initiated.

Later on, with the rapid growth of hop plants, the species of stratum of shrubs and trees begin to appear : *Adalia bipunctata* L., *Propylaea quatuordecimpunctata* L., *Hemerobius humuli* L., *Trioxis humuli* Mackauer, etc. Population density of aphidophags increases strikingly with the increase of the population density of aphids. In July, since the end of June the larvae of predatory aphidophagous *Diptera* such as *Syrphidae*, *Cecidomyiidae* and in some years also *Chamaemyiidae* begin to appear. When the population density of aphids is high they may even surpass by their vast numbers other aphidophagous insects. Contrarily, when the aphid *P. humuli* is not abundant they do not occur at all. At the end of July population density of aphids and aphidophagous insects decreases strikingly due to the outer abiotical factors and the physiological changes of the hop. Hence, imagos of *Coccinellidae*, *Anthocoridae*, *Nabidae*, *Chrysopidae* and *Hemerobiidae* are the main aphid predators. The development of aphidophagous insects indicated is, however, in hop gardens usually broken with application of insecticides.

Individual aphidophagous species live in particular strata of the hop plant growth. The species of the genus *Scymnus* live on a plant up to one meter of its height. Imagos of *C. septempunctata* lay their eggs on the upper part of a hop plant. *A. bipunctata* and *Propylaea quatuordecimpunctata* L. appear in all strata of the hop growth similary as *Aphidoletes aphidimyza* (Ron.) Altogether about 40 aphidophagous species were recorded.

The factors influencing the occurrence of aphidophags on hop plants are as follows : genetics foundation and bionomy of the species, adaptability of the species to the changing condition, surroundings of hop gardens (hibernation quarters, host plants) mobility of imagos and their developmental stages, capability to infest a suitable habitat and leave it when lacking food, the changes in biotopes, weather conditions, year fluctuation of population density of host and aphidophags, food requirements of imagos and larvae.

Reçu pour publication en juillet 1978.

References

HRDY I., ZELENY J., HRDA J., BOUCKOVA-KONICKOVA J., 1970. Stability of resistance to thiometon, multiple resistance and population density of the hop aphid, *Phorodon humuli* (Schrank), during 1967-1968 (*Homoptera Aphididae*). *Acta entomol. bohemoslov*, **67**, 143-174.

ZELENY J., 1972. Populationsdyhamik der Hopfenblattlaus (*Phorodon humuli*, Schr.) und ihren Prädatoren in den Jahren 1967 bis 1971. *Sbor. ved. Prac.* IV *celosl. konf. ochr. rostlin*, II. c. Bratislava : 247-257.

ZELENY J., HRDY I., 1974. Effects of Juvenoids on the population of hop aphid (*Phorodon humuli*). *Sbor. ved. prac. V. celost. konf. ochr. rostlin*, Brno, 447-452.

Ann. Zool. Écol. anim., 1978, **10** (3), 381-386.

Comportement et écologie

V. LABEYRIE

Institut de Biocénotique expérimentale des Agrosystèmes
Université F. Rabelais, 37200 Tours

Certains aspects du comportement impliquent obligatoirement une différenciation au niveau spécifique et même un polymorphisme du comportement.

Je vais essayer de recadrer le problème, car je pense qu'il est toujours indispensable de bien prendre conscience de cette absolue nécessité d'une différenciation des comportements et d'un polymorphisme des comportements.

La tendance actuelle, dans un désir de simplification, pour essayer d'y voir quelque chose, est :

— d'une part, de transférer souvent des résultats obtenus d'une espèce à une autre et ainsi de se figurer que dans le domaine du comportement, il y a une grande unité ;

— d'autre part, de considérer que le comportement d'une espèce est défini après examen du comportement d'un individu ou de quelques individus.

A. D. Bradshaw (Adv. in Genetics, 13, 1965) « Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants » souligne l'importance du comportement dans l'adaptation écologique des animaux ; il indique la différence fondamentale entre animaux et plantes et remarque « face à des modifications de l'environnement, face à une altération quelconque de l'environnement, la première ligne de défense des animaux est comportementale ».

L'animal réagit d'abord par une modification du comportement. Ensuite, il réagit par un ajustement de ses fonctions physiologiques, les phénomènes homéostatiques deviennent alors importants. Ce n'est qu'en troisième ligne que les pressions de sélection vont s'exercer directement et il estime que c'est la différence fondamentale entre végétaux et animaux.

Les végétaux n'ayant pas la première ligne de défense et ayant une deuxième ligne de défense beaucoup plus faible ont une plasticité écologique souvent beaucoup plus grande.

Donc, la première remarque que l'on peut faire, c'est que tout comportement est d'abord un moyen de réaction en fonction de modifications des signaux de l'environnement : c'est-à-dire qu'une variation quelconque d'une information permet à l'animal de saisir des différences spatiales ou temporelles. Ainsi, quelle que soit la nature du signal, celui-ci n'a de valeur qu'en fonction, on pourrait dire, du bruit de fond de l'ensemble des signaux d'un environnement déterminé à un moment donné.

Un signal pur n'a aucune signification, il est toujours un moyen de différenciation par

rapport aux autres informations de l'environnement ; ceci montre que toute étude du comportement doit être faite dans un contexte écologique.

Ainsi, le choix des signaux à étudier doit être fait à partir de l'estimation d'une situation écologique.

Le travail du chercheur est de déterminer quel signal peut être significatif parmi l'ensemble des informations qui parviennent à cet instant à l'être vivant.

Deuxième remarque : tout environnement est obligatoirement un environnement périodique, puisque la révolution et la rotation de notre planète impriment des variations saisonnières et quotidiennes. Les informations varient donc dans le temps : elles ne sont pas indépendantes des phénomènes temporaux.

C'est au milieu de tout un complexe d'informations spatio-temporelles que l'animal doit réagir. Dans ces conditions, les réactions des populations d'une même espèce diffèrent suivant la latitude où ces populations ont évolué. De plus, il n'y a rien d'étonnant à ce que les réactions comportementales puissent varier suivant les générations dans un système saisonnier.

Le polyvoltinisme est non seulement un moyen d'exploiter énergétiquement des sources à des moments différents dans un environnement, mais aussi un moyen pour que, des individus, n'ayant pas exactement le même génotype et par suite le même phénotype, puissent plus facilement s'ajuster à des environnements différents en particulier par leur comportement.

On s'aperçoit donc, que le complexe informationnel dans lequel agissent les insectes est à la fois un complexe spatial avec variation temporelle, dans lequel certaines informations ont acquis une valeur significative. Ainsi, l'on ne peut absolument pas examiner les problèmes de comportement des entomophages en dehors d'un point de vue co-évolutif.

C'est en se plaçant, d'un point de vue co-évolutif, que je vais donc essayer d'aborder ces problèmes de comportement.

Avant d'aborder plus à fond ce problème, il faut souligner que les différentes lignes de défenses comportementales, homéostatiques et polymorphiques au niveau de la population, ne sont indispensables, et ne sont générales dans tout le monde vivant, que parce qu'il y a des phénomènes aléatoires dans l'environnement.

Si l'environnement était constant, ou si il présentait des périodicités rigoureusement reproductibles, aux paramètres constants, l'ajustement pourrait être rigoureux.

R. Levin, « Evolution in changing environments » (Princeton Un. Press, 1968) montre que si un phénomène périodique est totalement reproductible, il peut y avoir sélection rigoureuse, c'est d'ailleurs le même type de phénomène qui se produit avec l'apprentissage. Tout phénomène d'apprentissage est lié à la répétitivité de la valeur de l'information. Si les mots changeaient de sens au cours de l'apprentissage, il n'y aurait aucun apprentissage possible. Si la signification des feux d'un sémaphore changeait, personne ne respecterait les feux, parce que ceux-ci n'auraient aucune valeur de signal. Tout phénomène, qu'il soit constant ou périodique avec une périodicité fixe, est un facteur de pression de sélection et permet donc, une sélection orientée. C'est pour cela que nous avons une sélection orientée en fonction de phénomènes périodiques reproductibles tel que la photopériode et les phénomènes saisonniers, et que, suivant les latitudes, les populations ont un ajustement qui correspond à ces phénomènes périodiques. Mais, quand une grande partie des phénomènes de l'environnement présente un caractère aléatoire, l'adaptation ne peut pas être rigoureuse,

même si l'homéostasie est élevée, même si les phénomènes comportementaux permettent d'encaisser ou d'éliminer certaines variations.

Partant de là, puisqu'il n'y a absolument aucune possibilité de prévoir rigoureusement une évolution d'un environnement, il ne peut pas y avoir d'adaptation rigoureuse.

Il doit y avoir conservation du maximum d'adaptabilité. Adaptation et adaptabilité sont contradictoires, plus l'adaptation est grande, moins l'adaptabilité est conservée, on retrouve ce phénomène général avec la différenciation cellulaire : plus une différenciation cellulaire est poussée, plus il y a une spécialisation, moins la tottipotence cellulaire est conservée. On a donc là un phénomène contradictoire. Ceci signifie que, dans la mesure où la marge de variations des phénomènes est supérieure à la plasticité de l'individu, la seule stratégie possible est que la plasticité de la population soit augmentée par les plasticités différentes de chaque individu.

Le polymorphisme est la conséquence de la présence de phénomènes aléatoires dans l'environnement. Au niveau de l'espèce, la stratégie est le polymorphisme. C'est l'illustration du vieux dicton populaire : « Quand on ne sait pas ce qui va se passer, on n'a pas intérêt à mettre tous ses œufs dans le même panier ». On s'aperçoit que effectivement la seule stratégie possible est un polymorphisme.

C'est l'explication des phénomènes héréditaires. C'est parce qu'écologiquement, il y a des phénomènes aléatoires qu'il y a reproduction sexuée, luxe inimaginable par son gaspillage de gamètes... La reproduction sexuée a comme seul avantage d'introduire le polymorphisme. Donc, il est impossible de comprendre quoi que ce soit aux phénomènes génétiques si l'on ne se place pas d'un point de vue écologique.

Je prends un seul exemple, dans la mesure où le milieu ne présente pas ces variations aléatoires, la reproduction sexuée devient superflue. Il peut y avoir apparition de développement polyembryonnaire chez les parasitoïdes quand le milieu est stabilisé par les possibilités homéostatiques de l'hôte. La multiplication cellulaire, beaucoup plus rapide, permet une augmentation de la biomasse, sans passer par tous les phénomènes de reproduction sexuée, lorsqu'on est en dehors de ces variations aléatoires.

Chez les pucerons, la reproduction asexuée peut être rapide lorsqu'on se trouve dans des conditions écologiquement très favorables, l'accélération du processus d'augmentation de la biomasse est facilitée en court-circuitant toute la complication de la reproduction sexuée, qui revient lorsqu'on se retrouve dans des conditions défavorables ou lorsque des signaux temporels annoncent le retour de telles périodes.

Tout comportement tient compte non seulement des informations écologiques de base (telles celles qui sont liées aux périodicités de base) mais aussi des informations indicatives de l'état de l'écosystème.

L'insecte doit être capable non seulement de sélectionner des informations de base concernant température, humidité, mais aussi les informations sur les êtres vivants et leur état. Les entomophages vivant au moins comme parasitoïdes aux dépens d'autres insectes, ayant eux aussi déjà un comportement variable en fonction des conditions écologiques, doivent avoir un équipement sensoriel et une aptitude à réagir à des variations de l'environnement supérieur à ceux des phytophages, puisque la nature même des organismes auxquels ils sont associés est déjà plus complexe, puisque leurs hôtes présentent déjà un comportement modulable.

La complexité du comportement paraît donc croître avec les niveaux trophiques.

Une possibilité supplémentaire remarquable d'introduction du polymorphisme est due à la métamorphose, un polymorphisme temporel apparaît. Le changement de

niche avec la métamorphose, permet aux parasitoïdes la transformation d'un stade larvaire carnivore (consommateur secondaire ou même tertiaire) en un stade adulte souvent herbivore (consommateur primaire). Les relations comportementales sont donc totalement modifiées par la métamorphose des entomophages.

Il serait souhaitable que des études soient faites sur les entomophages, en suivant les hypothèses de Janzen sur les *Bruchidae* parasitoïdes de graines.

Ces insectes phytophages sont aussi parasitoïdes, car la larve vit dans l'hôte (le grain) et l'adulte est libre. La larve est même souvent insulaire, car elle ne peut quitter son hôte, tandis que l'adulte est libre. Dans ces conditions il y a des modifications totales du régime alimentaire et du comportement au cours de sa vie. L'individu subit deux grands types de pression de sélection de nature totalement différente.

Les travaux de C. W. Wiklund, en Suède sur *Papilio machaon* (Oecologia, 18, 1975) ont montré que deux systèmes génétiques différents faisant intervenir deux systèmes d'allèles indépendants, déterminent, d'une part la possibilité d'alimentation larvaire et la résistance à des substances secondaires du végétal, et d'autre part le choix du lieu de ponte par la femelle.

Il a pu sélectionner des individus capables de consommer des espèces d'ombellifères, sans que cela implique que les femelles soient capables d'y pondre et réciproquement. Je pense que là, il y a un travail qui représente un très gros intérêt pour les études sur les entomophages, car les sélections de souche par élevage concernent seulement une de ces sélections. Or, quelles sont les répercussions de cette sélection sur le comportement des adultes ? Nous n'en savons pratiquement rien ; bien que les possibilités de colonisation puissent être totalement modifiées.

Je vais dire deux mots pour terminer sur le problème de co-évolution parce que c'est tout de même une notion assez nouvelle introduite par Erlich et Raven, il y a une dizaine d'années. On considérait généralement qu'une espèce (1) évoluait en fonction des conditions écologiques générales sans intégrer le concept d'écosystème (ensemble fonctionnel défini par R. Lindeman en 1942), c'est-à-dire sans considérer que chaque espèce est un maillon dans les transferts d'énergie. Le concept de co-évolution associe les notions d'écologie et d'évolution. Elle dit ceci : nous avons une espèce (1) qui est consommée par un complexe d'espèces (2), (2), (2′) etc...

Automatiquement, un certain nombre d'espèces consommant une espèce (1) par définition polymorphe vont exercer des pressions de sélection. Va survivre la fraction de la population (1) qui, pour des raisons de plus grande dureté, de cycle légèrement différent, de substances légèrement plus toxiques... va résister à l'attaque du complexe d'espèces consommatrices. La population (1) est ainsi modifiée en (1′) qui devient plus difficile à attaquer par tout ce complexe. Ainsi, certaines espèces consommatrices ne peuvent plus attaquer (1′). Si le polymorphisme des substances allélochimiques est en cause, (1′) sera plus toxique, seules les espèces consommatrices pouvant supporter ces substances continueront à l'attaquer.

On a ainsi un processus d'escalade, la population (1) évoluant en fonction des pressions de sélection du complexe (2) et (1) faisant évoluer le complexe (2) en fonction de son évolution.

L'escalade est du type missile anti-missile ; au fur et à mesure du développement des missiles et des anti-missiles il y a élimination de ceux qui économiquement ne peuvent pas faire la course ; il n'en reste plus que deux actuellement dans le monde ; ou encore du type escalade entre gendarme et voleur : nous sommes dans une région

où les « hold-up » sont particulièrement sophistiqués. On peut dire que l'évolution de la technologie de la police, rend les voleurs artisanaux anachroniques. Avec une police avec ordinateurs, il y aura des gangs avec ordinateurs : il y a un processus de co-évolution police-gangster. On ne peut pas comprendre l'évolution de la technologie des gangsters sans comprendre l'évolution de la technologie de la police et réciproquement.

C'est exactement un processus de co-évolution comme entre hôte et consommateur.

Ainsi les substances allélochimiques des végétaux, dont les botanistes ne comprennent souvent pas l'importance, n'ont d'intérêt que comme moyen de défense ; ce sont des substances protectrices, dans la mesure où un grand nombre d'espèces ne peuvent pas les supporter. Mais, il peut arriver par exemple qu'une espèce tourne ces défenses et devienne même droguée, en ce sens que ces substances lui deviennent nécessaires.

Nous retrouverons des phénomènes de même type avec le comportement y compris celui de défense.

Ainsi certains insectes, consommateurs primaires marquent leurs chemins ou leurs œufs. Cette forme de territorialisme peut être considérée comme un moyen de lutte contre la compétition. Mais, cette défense contre les concurrents peut être utilisée par des prédateurs, par des entomophages, comme un moyen de repérage de l'hôte.

Autrement dit, une défense peut devenir pour celui qui a co-évolué un signal attractif. De la même façon, le transfert de substances allélochimiques des végétaux dans l'insecte, peut être un moyen (de protection) contre la prédation.

Mais pour certains prédateurs qui ont réussi à vaincre ces défenses chimiques, celles-ci peuvent devenir un signal.

Le but de cette introduction est de souligner que l'on ne peut jamais examiner la valeur d'un signal si on l'isole d'un contexte écologique. Des informations d'une même biocénose sont des informations sympatriques entre lesquelles la discrimination doit s'opérer. La discrimination par le comportement n'a jamais eu à s'exercer entre informations allopatriques provenant de différentes biocénoses. Je ne pense pas qu'*a priori*, un insecte et un entomophage en particulier, est capable de distinguer deux informations allopatriques parce qu'il n'a pas évolué dans un système où elles existaient ensemble.

L'introduction d'une information qui provient d'un autre écosystème ne pourra constituer un leurre. C'est ce qui se produit lorsqu'on introduit des espèces nouvelles. Certains entomophages indigènes peuvent aller les attaquer ou non, parce qu'il n'y a pas eu de pression de sélection vis-à-vis de ces espèces : ils ne les connaissent pas, elles constituent un phénomène nouveau qu'ils n'ont pas appris à déceler.

De même, on ne peut comprendre ce contexte écologique sans considérer que chaque biocénose est le résultat d'une co-évolution. Pour toute étude d'insectes des cultures, il est indispensable d'essayer de comprendre dans quelle situation évolutive se trouvaient les insectes avant la formation de l'agrosystème. La situation agricole est une situation nouvelle, artificielle, créée par l'homme. On ne peut pas comprendre les choses, si l'on n'essaye pas de se resituer dans le contexte évolutif pré-agricole dans lequel ont évolués ces espèces. C'est à partir de là que l'on peut comprendre les types de liaison entre hôtes et consommateurs et que l'on pourra intervenir pour les modifier.

Je pense qu'il est indispensable d'arriver à préciser ces aspects éco-éthologiques. Telles sont les remarques que je voulais faire pour ouvrir cette séance sur les problèmes de comportement en les situant dans un cadre écologique et dans un cadre évolutif.

Ceci me semble indispensable pour que nos recherches tiennent véritablement compte de la réalité écologique. L'ouvrage du C.N.R.S. : « Comportement des insectes et milieu trophique » (1977) a permis d'apporter certains résultats, il est indispensable d'aller rapidement beaucoup plus loin.

Reçu pour publication en juillet 1978.

Ann. Zool. Écol. anim., 1978, **10** (3), 387-393.

Influence des principaux facteurs du climat sur le comportement de vol d une Coccinelle aphidiphage *Semiadalia undecimnotata* Schn.

G. IPERTI

Station de Zoologie et de lutte biologique I.N.R.A., centre de Recherches d'Antibes, 06602 Antibes

Le vol constitue un élément essentiel de la survie des espèces de coccinelles aphidiphages. Par son truchement, les adultes peuvent :

— rechercher les proies indispensables au développement des futures générations ;

— et migrer afin de sélectionner des habitats favorables à leur repos.

Comme les insectes se déplacent au contact de l'air, le climat joue évidemment un rôle primordial sur leurs possibilités d'envol et de vol. Or, il s'agit d'un facteur dont l'instabilité constitue la caractéristique essentielle, en toute saison comme au cours d'une même journée.

Seules quelques tendances peuvent se manifester en hiver et en été. Aussi, a-t-on choisi cette dernière saison pour effectuer des campagnes de mesures des principaux facteurs du climat pris couramment en considération à savoir : — la température, — l'hygrométrie, — les déplacements de l'air (horizontaux ou turbulences et verticaux ou courants ascensionnels) — et l'intensité de la lumière.

Ces différentes composantes du climat font l'objet d'une analyse en corrélation avec le comportement d'un organisme vivant donné qui présente des potentialités biologiques et physiologiques spécifiques (Iperti et Buscarlet, 1974). En l'occurrence, il s'agit ici d'une coccinelle *Semiadalia undecimnotata* Schn. (Iperti, 1965). Espèce aphidiphage, à tendance monovoltine et migrante, son seuil thermique d'envol se situe aux environs de 18 °C. Au-dessus de 27 °C, les envols du type migratoire prédominent. Entre ces deux niveaux thermiques on peut observer trois types de comportement de vol définis par sa hauteur, son angle, sa portée et sa vitesse comme l'indique le tableau 1.

L'influence de chacun des facteurs du climat sur le comportement de vol des adultes de *S. undecimnotata* a fait l'objet d'une étude particulière. Elle porte sur plus de 4 000 relevés.

TABLEAU 1

Les différents types de vol des coccinelles adultes

Comportement de vol	Hauteur du vol	Angle de vol	Portée du vol	Vitesse de vol
Non envol	0	0	0	Nulle
Envol alimentaire	< 2 m	< 10°	limitée	Faible ou moyenne
Envol migratoire	> 10 m	> 45°	illimitée	Rapide ou moyenne

1. — *Influence de la température*

La température joue un rôle important sur le vol des cocccinelles. Le tableau II résume les résultats obtenus : dont certains méritent d'être soulignés :

1) Aux différentes températures enregistrées la proportion d'adultes qui effectuent un vol du type alimentaire demeure comparable (aux alentours de 30 p. 100).

2) Par contre, le pourcentage d'adultes qui ne s'envolent pas, augmente de façon significative lorsque la température décroît.

TABLEAU II

Influence de la température (en plaine) sur le comportement de vol des adultes de S. undecimnotata

Températures (en °C)	p. 100 d'adultes qui présentent		
	un non envol	un envol alimentaire	un envol migratoire
> 27 °C	15	29,5	55,5
22 à 27 °C	21,5	29,0	49,5
< 22 °C	47,5	31,0	21,5

Donc, en résumé : à des niveaux thermiques peu élevés, situés entre 18 et 22 °C, correspond une tendance accrue à la sédentarisation des prédateurs occupés à rechercher des proies (environ 80 p. 100 des adultes).

2. — *Influence de l'hygrométrie relative*

Il semble difficile d'apprécier l'influence de l'hygrométrie relative sans tenir compte de la température. Le tableau III résume les données obtenues et permet de formuler certaines remarques :

1) Entre 22 et 27 °C, l'hygrométrie relative ne joue aucun rôle essentiel sur le comportement de vol des coccinelles. Environ la moitié des adultes de *S. undecimnotata* migre et l'autre moitié reste sur place.

2) Par contre au-dessus de 27 °C, l'hygrométrie relative influe considérablement sur ce phénomène :

— à partir et au-dessus de 45 p. 100 H. R. environ 2/3 des adultes ne quittent pas leur habitat ;

TABLEAU III

Influence de l'hygrométrie (en plaine) sur le comportement de vol des adultes de S. undecimnotata

	Hygrométries (en H. R. p. 100)	p. 100 d'adultes qui présentent		
		un non envol	un envol alimentaire	un envol migratoire
Temp. > 27 °C	45 p. 100	26	36	38
	30 p. 100	11,5	27	61,5
	20 p. 100	13	27	60
Temp. 22 à 27 °C	50 p. 100	22	34	44
	40 p. 100	23	31	46
	30 p. 100	27	24	49
Temp. < 22 °C	pas d'exemples suffisants en été			

— mais, au-dessous de 45 p. 100 H. R., à 30 p. 100 H. R. et 20 p. 100 H. R. les proportions s'inversent et environ 2/3 des coccinelles manifestent un comportement de vol migratoire.

3) Entre 18 et 22 °C, le nombre d'observations effectuées demeure trop faible pour pouvoir apprécier le rôle réel joué par l'humidité de l'air. On peut, sans trop s'avancer, penser qu'elle ne présente aucune différence marquée.

Donc, en résumé, une hygrométrie relative suffisamment élevée (< 45 p. 100) influe de façon hautement significative sur la sédentarisation des adultes seulement lorsque le niveau thermique dépasse 27 °C.

3. — *Influence des déplacements de l'air*

Les turbulences et les courants ascensionnels jouent un rôle capital sur le comportement de vol des coccinelles en général et de *S. undecimnotata*, en particulier. Encore, doit-on établir une différence entre les sexes dont les poids et les surfaces alaires varient notablement : les femelles de *S. undecimnotata*, plus lourdes, pèsent entre 24 et 35 mg et leurs ailes couvrent une surface qui varie de 43 à 48 mm². Les mâles de *S. undecimnotata* plus légers pèsent entre 18 à 29 mg et leurs ailes couvrent une surface qui varie de 37 à 45 mm².

3.1. — *Influence des turbulences.*

Le tableau IV résume les données obtenues ; à partir de celles-ci on peut tirer certains enseignements :

1) chez les mâles comme chez les femelles la proportion des adultes qui effectuent un vol migratoire diminue lorsque la vitesse du vent augmente ;

2) chez les deux sexes, on observe un maximum d'envol migratoire, lorsqu'une très légère brise souffle (estimée à 2 m/s environ, soit 7 km à l'heure).

3) Au-dessus de 5 m/s (soit 18 km à l'heure) à peine, 5 p. 100 des femelles effectuent un vol migratoire.

4) chez les mâles le seuil se situe à un niveau beaucoup plus bas, de 3 m/s (soit 11 km à l'heure).

TABLEAU IV

Influence du vent (en plaine) sur le comportement de vol : (A) des femelles, (B) des mâles de S. undecimnotata

(A)

Vitesse du vent (à 1,25 m du sol)	p. 100 de femelles qui présentent		
	un non envol	un envol alimentaire	un envol migratoire
0 m/s	15	41	44
2 m/s	7	27	66
3 m/s	19	38	43
4 m/s	33	31	36
5 m/s	20	36	44
6 m/s	73	22	5

(B)

Vitesse du vent (à 1,25 m du sol)	p. 100 de mâles qui présentent		
	un non envol	un envol alimentaire	un envol migratoire
0 m/s	17	35	48
2 m/s	11	15	74
3 m/s	35	30	35
4 m/s	40	43	17

Donc, en résumé, la vitesse du vent constitue un facteur de sédentarisation évident, surtout pour les mâles de S. *undecimnotata* (au-delà de 3 m/s) mais également pour les femelles (au-delà de 5 m/s).

3.2. — *Influence des courants ascensionnels.*

Le tableau V indique la proportion des coccinelles qui restent dans leur habitat en

TABLEAU V

Influence de la force des courants ascensionnels sur le comportement de vol des adultes

	0	1	2	Δ Vent (en m/s)
0,5	64	60	47	
1	51	47	35	
1,5	46	42	30	
2	43	38	20	
Δ Temp. (en °C)	(p. 100 de coccinelles qui restent en plaine)			

fonction des différences de températures et de vitesses du vent qui règnent à 2 niveaux situés à 0,30 m à 1,30 m du sol.

En résumé : de faibles écarts entre les deux composantes de cette force ascensionnelle constituent un élément de sédentarisation non négligeable.

4. — *Influence de l'intensité lumineuse*

Le tableau VI résume les données obtenues. Quelques remarques s'imposent :

1) Chez les femelles comme chez les mâles, on note un maximum d'envol migratoire entre 66 500 et 84 000 lux.

2) Entre 33 000 et 50 000 lux, plus aucune femelle n'effectue de vol migratoire.

3) Ce seuil paraît se situer à un niveau d'intensité lumineuse beaucoup plus bas chez les mâles et à ce jour, il n'est pas encore déterminé.

TABLEAU VI

Influence de la lumière (en plaine) sur le comportement de vol : (A) des femelles, (B) des mâles de S. undecimnotata

(A)

Intensité lumineuse (en lux)	p. 100 de femelles qui présentent		
	un non envol	un envol alimentaire	un envol migratoire
de 100 000 à 84 000 lux	18	43	39
de 84 000 à 66 500 lux	15	34	51
de 66 500 à 50 000 lux	31	26	43
de 50 000 à 33 000 lux	78	22	0
de 33 000 à 16 500 lux	—	—	—
de 16 500 à 0 lux	80	20	0

(B)

Intensité lumineuse (en lux)	p. 100 de mâles qui présentent		
	un non envol	un envol alimentaire	un envol migratoire
de 100 000 à 84 000 lux	26	33	41
de 84 000 à 66 500 lux	14	28	58
de 66 500 à 50 000 lux	16	36	48
de 50 000 à 33 000 lux	28	38	34
de 33 000 à 16 500 lux	—	—	—
de 16 500 à 0 lux	—	—	—

Donc, en résumé, une diminution de l'intensité lumineuse augmente les possibilités de sédentarisation des adultes de *S. undecimnotata* surtout celles des femelles (au-dessous de 50 000 lux). Les mâles paraîssent beaucoup moins sensibles aux variations de ce facteur.

En conclusion, chacune des composantes climatiques prises en considération joue un rôle sur le comportement de vol de *S. undecimnotata* donc sur leur sédentarisation et sur leur possibilité de rechercher une proie éventuelle. Mais, ces facteurs ne présentent pas tous la même importance relative. Souvent liés entre eux, ils peuvent parfois se contrarier. Aussi, faudrait-il, préalablement hiérarchiser l'ordre dans lequel ils interviennent avant de dégager les enseignements essentiels contenus dans une telle étude. Il s'agit d'une tâche ardue encore inachevée.

Déjà, pourtant certaines conclusions partielles s'imposent, ainsi :

— l'existence d'un seuil d'intensité lumineuse assez élevé (50 000 lux) au-dessous duquel les femelles ne s'envolent pas pour migrer, constitue une situation rencontrée de façon plus fréquente en automne et au printemps ;

— de même, la température joue un rôle déterminant dans la sédentarisation des *S. undecimnotata* quand elle ne dépasse pas 22 °C, situation souvent rencontrée au printemps et en automne ;

— curieusement, l'hygrométrie relative, à l'influence moins marquée, joue un rôle non négligeable sur leur sédentarisation lorsque la température dépasse 27 °C, situation difficile à rencontrer sauf en été ;

— enfin, si les vents violents et même moyens empêchent le vol des coccinelles, ils contrarient aussi leur comportement prédateur ; les zones et les périodes ou les courants ascensionnels restent faibles leur permettent d'exprimer plus longtemps et plus efficacement leur rôle prédateur.

A partir de ces données analytiques dont le nombre de combinaisons demeure fort important, on peut essayer de caractériser les zones cultivées favorables à l'implantation du prédateur étudié et à son maintien prolongé et bénéfique ; celles où la protection des cultures contre les attaques de pucerons, par l'emploi d'un tel agent biologique a le plus de chance de réussir.

De telles méthodes d'études du comportement appliquées à *S. undecimnotata*, peuvent être utilisées sur d'autres espèces de coccinelles. Elles permettront de définir pour chacune d'elle, les limites climatiques précises à l'intérieur desquelles une coccinelle pourra pleinement exercer son activité prédatrice.

A cet égard, on peut approfondir cette idée et s'interroger pour savoir, s'il est souhaitable de se trouver en permanence aux prises avec une certaine instabilité climatique. Sans aucune hésitation, on peut répondre par l'affirmative. Peut-être limite-t-elle le nombre des zones dans lesquelles on pourra éventuellement intervenir avec des agents biologiques. Mais, d'un autre côté, elle entraîne une telle diversité de comportement des individus d'une même espèce qu'elle constitue une véritable et durable assurance de la survie de celle-ci. Le contraire se produirait dans l'hypothèse d'une uniformisation du climat.

En dernier lieu, peut-on envisager d'aménager les zones cultivées de façon à limiter l'ensoleillement, à arrêter le vent, à augmenter le degré hygrométrique de l'air etc... N'est-ce pas redécouvrir la structure du bocage au détriment de la monoculture tant prônée de nos jours ?

Reçu pour publication en juillet 1978.

Références bibliographiques

IPERTI G., 1965. Perspective d'utilisation rationnelle des coccinelles aphidiphages dans la protection des plantes. 90e *Congrès des Sociétés savantes de Nice*, Tome II, 543-555.

IPERTI G., BUSCARLET L. A., 1972. Contribution à l'étude d'une migration d'*Adonia* 11 *notata* Schn. (*Coleoptera, Coccinellidae*) par marquage avec l'Iridium 191 stable. *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, **4,** 249-254.

Ann. Zool. Écol. anim., 1978, **10** (3), 395-397.

Les connaissances actuelles sur la spécialisation alimentaire des différentes espèces de larves aphidiphages de *Syrphidae*

Ing. P. LASKA

Institut de recherches maraîchères et de sélection, Olomouc

Les *Syrphidae* aphidiphages appartiennent à deux sous familles ; *Syrphinae* et *Pipizinae*. En Europe centrale et occidentale, la sous-famille des *Syrphinae* est représentée par près de cent vingt espèces, celle des *Pipizinae* par vingt-cinq espèces environ. A l'exception des genres *Xantogramma* et *Chrysotoxum* comptant près de vingt espèces dont le statut alimentaire n'est pas univoquement éclairci, toutes les autres larves jusqu'alors connues sont aphidiphages ou au moins entomophages. Parmi les cent espèces mentionnées de la sous-famille des *Syrphinae*, on connaît actuellement le régime alimentaire des larves de soixante espèces environ et parmi les vingt-cinq espèces de la sous-famille des *Pipizinae* les références trophiques de dix espèces ont été établies. La plupart des larves connues de la sous-famille des *Syrphinae* appartiennent aux espèces polyphages. Assez universelles sont les espèces *Syrphus ribesii* L., *S. vitripennis*, *Episyrphus balteatus* Degeer et *Scaeva pyrastri* L. Quelquefois on peut observer d'étroites liaisons avec le biotope. Dans les localités forestières se rencontrent par exemple les espèces *Platycheirus ovalis*, *Megasyrphus annulipes*, *Syrphus torvus* et *Scaeva selenitica*. Mais, pour les deux dernières espèces c'est un seul arbre ou arbuste qui suffit. Dans les champs ou dans les steppes on peut trouver par exemple des espèces comme *Sphaerophoria scripta*, *S. menthastri*, *S. rueppellii*, *Paragus bicolor* et *P. tibialis*.

Un nombre considérable de larves d'espèces forestières accepte assez bien les pucerons des cultures champêtres, comme on l'a expérimentalement constaté par exemple chez les larves de *Megasyrphus annulipae*, *Parasyrphus vittiger* et *Platycheirus ovalis* (Gœldlin). La même chose est valable aussi pour le genre *Dasysyrphus* qui se limite exclusivement aux arbres, à savoir pour les espèces *D. venustus*, *D. lunulatus* et *D. friuliensis*, dont les larves sont par leur couleur, la forme de leur corps et leur manière de se mouvoir adaptées à vivre sur les branches et l'écorce d'arbres.

Parmi les larves jusqu'alors connues appartenant à la sous-famille des *Syrphinae* on rencontre proportionnellement peu d'espèces qui manifestent une préférence accentuée pour une nourriture déterminée : *Fagisyrphus cinctus* n'a été jusqu'alors trouvé que dans les colonies du puceron : *Phyllaphis fagi* ; *Platycheirus ambiguus* a été le plus souvent trouvé dans les colonies de *Brachycaudus helichrysi* et *Epistrophe euchroma* sur *Myzus cerasi*.

On peut supposer que le nombre réel d'espèces européennes spécialisées s'avère

plus élevé, parce que parmi près de quarante espèces, le régime alimentaire de quelques-unes des larves n'est pas connu. Parmi ces quarante espèces se trouvent d'une part des espèces rares, qui le sont peut-être précisément parce que leurs larves sont plus étroitement spécialisées et d'autre part des espèces plus communes dont l'élevage au laboratoire n'a pas réussi, peut-être précisément à cause de leur étroite spécialisation. Par exemple, parmi trois espèces de *Syrphidae* du genre *Melangyna* apparaissant en abondance aux premiers jours du printemps sur l'osier blanc (*M. quadrimaculata*, *M. barbifrons* et *M. lasiophtalma*), nous n'avons pas réussi à obtenir l'oviposition chez les deux premières espèces, tandis que chez la troisième l'élevage depuis l'oviposition jusqu'à l'obtention de l'imago parfait s'avérait en tout point facile. Chez l'espèce rare *Metasyrphus nitens* nous avons réussi à obtenir une ponte viable mais les larves écloses n'acceptèrent pas les pucerons comme nourriture (*Myzus persicae* et *Aphis fabae*) et périrent.

On peut donc conclure que les espèces les plus spécialisées attendent simplement de découvrir leur proie préférentielle. Cependant, il est bien possible qu'il y ait parmi elles aussi des espèces spécialisées vis-à-vis d'autres nourritures que celles aphidiennes, comme c'est le cas par exemple chez l'espèce *Parasyrphus nigritarsis*, spécialisée dans les larves d'*Eumolpes* du genre *Melasoma*. Dans cet ordre d'idée, plusieurs surprises ultérieures peuvent arriver comme l'indique par exemple une récente découverte effectuée chez des larves d'un genre africain *Asarkina ericetorum* sur l'Aphrophore écumeuse (Musa) ou le cas curieux de larves myrmécophiles chez le genre *Platycheirus* en Nouvelle-Zélande (Thompson). Si l'aphidophagie des larves des genres *Xanthogramma* et *Chrysotoxum* est démontrée, il existe également des espèces considérablement spécialisées vis-à-vis des pucerons qui vivent sous la terre ou dans les fourmilières.

A la différence de la sous-famille des *Syrphinae*, prévalent dans la sous-famille des *Pipizinae* des espèces plus ou moins spécialisées et cela aussi parmi les espèces jusqu'alors connues au stade larvaire. La sous-famille se limite avant tout aux pucerons qui vivent dans les galles de végétaux ou sous la terre. Du point de vue taxonomique, ces espèces préfèrent particulièrement les pucerons qui appartiennent aux familles des *Adelgidae* et des *Pemphigidae*, par exemple *Dreyphusia-Neochemodon* (Delucchi), *Pemphigus*, *Eriosoma* et *Schizoneura-Pipiza*, moins souvent aux familles des *Aphididae* *Anuraphis subterranea-Pipizella* (Dixon), *Cryptosiphon artemisiae-Triglyphus primus* (Sedlag). Peut-être la plus forte liaison jusqu'alors constatée existe entre *Pipiza festiva* et les pucerons du genre *Pemphigus* (Dusek, Kristek).

En ce qui concerne les conditions de la spécialisation naturelle on peut dire que l'apparition des larves de *Syrphidae* sur les différentes espèces de pucerons dépend avant tout de l'oviposition des femelles gravides qui cherchent les colonies de pucerons et y pondent leurs œufs. Les femelles d'un nombre plus restreint d'espèces, par exemple celles de *Melanostoma mellinum* et *Platycheirus peltatus*, cherchent des plantes-hôtes sans qu'elles tiennent compte de l'apparition de pucerons sur elles (Chandler). Dans ces cas la faculté des larves à trouver les pucerons entre en jeu.

La toxicité des pucerons à l'égard de quelques larves ou l'incapacité d'accepter quelques pucerons (Ruzicka, Schutterer) entre chez la plupart des espèces de Syrphides moins en ligne de compte. Il est possible que les espèces plus po lyphages pondent également leurs œufs sur les colonies de pucerons « toxiques ». Par conséquent, le nombre total d'espèces qui ne pondent pas est donné par la somme des pucerons qui empêchent

l'oviposition et celle des pucerons, chez lesquels le développement des larves ne s'effectue pas à cause de leur toxicité. Mais, le nombre de pucerons toxiques est dans la plupart des cas moindre que celui des pucerons qui empêchent la ponte des femelles dans un biotope déterminé.

Une autre situation peut être observée chez les espèces plus spécialisées ; chez celles-ci les espèces de pucerons attractives pour favoriser l'oviposition correspondent dans la plupart des cas avec les pucerons bien acceptés par les larves. L'incapacité des larves d'accepter la nourriture représente dans ce cas un facteur qui corrige les erreurs éventuelles d'oviposition des femelles.

Reçu pour publication en juillet 1978.

Ann. Zool. Écol. anim., 1978, **10** (3), 399-400.

Comportement de ponte chez un Hyménoptère parasite

Y. CARTON et F. FREY

Laboratoire de Biologie et Génétique Evolutives, C.N.R.S., 91190 Gif-sur-Yvette

Lors de la séquence de prise de possession de l'hôte, il s'avère que la femelle de *Pimpla instigator* F., hyménoptère parasite de chrysalides de *Pieris brassicae* L. (Lepidoptères) dépose ses œufs dans une région privilégiée de cet hôte. Celle-ci correspond aux segments abdominaux 2 et 3 qui reçoivent à eux seuls 66 p. 100 des piqûres. Il a été démontré par ailleurs (Carton, 1973) que cette région était la plus favorable pour le développement des œufs puisque les réactions hémocytaires sont, à ce niveau de la chrysalide, les plus faibles (Carton, 1975). Il était donc intéressant de savoir par quel comportement la femelle de *Pimpla* localise cette région privilégiée de la chrysalide.

On peut noter que la région correspondant aux deuxième et troisième segments abdominaux se situe en position médiane par rapport aux extrémités de la chrysalide. Cela nous avait conduit (Carton, 1973) à suggérer que la femelle de *Pimpla* serait capable de « mesurer » la chrysalide et d'en repérer le milieu.

Nous avons voulu confirmer expérimentalement cette hypothèse. Pour cela nous avons été amenés à utiliser des étuis cylindriques de papier de longueur variée qui s'avèrent être de très bons leurres pour déclencher l'acte de piqûre chez la femelle de *Pimpla* (Carton, 1974).

Les résultats obtenus montrent que si pour des étuis de petite taille (2 à 3 cm) la localisation des piqûres est centrale, elle tend à s'étaler pour les étuis de 4 à 5 cm. Sur les étuis de plus grande taille (6 à 12 cm) on note sans aucune ambiguïté que les piqûres tendent à se localiser très préférentiellement à une distance constante des extrémités de l'étui ; la majorité des piqûres sont observées à une distance comprise entre 10 mm et 12,5 mm de l'extrémité de l'étui. Notre hypothèse de départ ne pouvait être retenue.

L'observation du comportement montre en fait que l'acte de piqûre n'intervient qu'après un demi-tour de la femelle. Celle-ci parcourt inlassablement l'étui sur toute sa longueur. Arrivant à une extrémité, elle se retourne de 180° et prend immédiatement la posture de ponte avec introduction de l'ovipositeur ; cela explique la localisation précise des perforations à une distance constante de l'extrémité. En transposant un tel comportement à la chrysalide-hôte, on constate que la zone privilégiée, correspondant aux deuxième et troisième segments abdominaux, se situe effectivement à environ 10 mm-12,5 mm des extrémités de la chrysalide.

Ainsi, il est possible de concevoir comment la femelle de *Pimpla* s'oriente pour

déposer ses œufs dans une région précise de la chrysalide. La séquence de ponte peut être décomposée en quelques actes simples qui s'enchaînent dès lors qu'un stimulus (prise de connaissance de l'extrémité de la chrysalide) est enregistré par la femelle.

Ces résultats tendent à montrer comment un comportement, qui apparaît comme assez simple, détermine de façon précise les conditions dans lesquelles sera placée la progéniture lors de l'exploitation de l'hôte. Cela implique toutefois que la femelle puisse parfaitement prendre connaissance de la forme exacte de la chrysalide. On conçoit ainsi que toute variation au niveau de la taille de la chrysalide ainsi qu'au niveau de sa localisation (présence d'un cocon, association en nid...) puisse représenter une impossibilité ou du moins une limitation à ce qu'une espèce de Lépidoptère devienne un hôte potentiel pour *Pimpla*. Dès cette étape de l'infestation, correspondant à la prise de possession de l'hôte certains éléments du comportement de la femelle parasite interviennent donc de façon déterminante dans l'établissement du degré de la spécificité parasitaire.

Reçu pour publication en juillet 1978.

Références bibliographiques

CARTON Y., 1973. Biologie de *Pimpla instigator* (*Ichneumonidae*, *Pimplinae*). Choix d'un emplacement privilégié dans l'hôte pour le dépôt de ses œufs ; mode de localisation. *Entomophaga*, **18,** 1, 25-39.

CARTON Y., 1974. Biologie de *Pimpla instigator* (*Ichneumonidae*, *Pimplinae*). III. — Analyse expérimentale du processus de reconnaissance de l'hôte chrysalide. *Entomol. exp. appl.*, **17,** 2, 265-278.

CARTON Y., 1975. Réactions hémocytaires chez la chrysalide des Lépidoptères. Intensité de la réaction en fonction de sa localisation chez *Pieris brassicae*. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **281,** 579-582.

Ann. Zool. Écol. anim., 1978, **10** (3), 401-403.

Feeding behaviour of the larvae of *Metasyrphus corollae* L.

Z. RUZICKA

Czechoslovak Academy of Science, Institute of Entomology, 12800 *Praha* 2, *Tchécoslovaquie*

A well fixed regularity in rhythm of food intake seems to occur in larvae of polyvoltine *M. corollae* a species without larval diapause. It is surprising that in our experiment the first instar larvae successfully attack adult apterae of *Acyrthosiphon pisum* Harris sucking on plant though the size of such a prey considerably exceeds their own. They penetrate the cuticle of the prey most often on the ventral side and the aphid as a rule dœs not respond to their action. The first instar larvae feed on adult aphid for a period and then rest below the aphid before the second feeding period. Prey searching behaviour of the first instar larvae of syrphids helps to find again the food which was once contacted as showed Chandler (1969). Immobility of the aphid after syrphid attack could be caused by a substance passed into the prey by mouthpart of the predator similary as it was found in first instars of some Coccinellids (Brown, 1972). This adaptation is of great importance for predators gaining the food when once contacted. This is very important especially for the larvae poorly adapted against dessication in comparaison with other predators. Benestad Hagvar (1974) reported unability of first instar larvae of this syrphid to capture adult apterae of *Myzus persicae* Sulz. when placed by a brush near the larva.

On the contrary the adult aphids of *A. pisum* attacked by syrphid larvae of the second and third instars always try hard to escape. Sometime the aphids succeed to escape from the second instar larvae, especially when the initial contact has been established on the extremities of the aphid. The chance to escape was minimized when prey had been seized by syrphid larvae which entered the second half of their development. Larvae of that age can easily lift their prey above the surface and its chance to escape is in consequence of it sharply lowered.

Activities of larval syrphids could characterise food quality similarly to the findings of Smith (1965) on coccinellid larvae. We have regulary noted that third instar larvae of *M. corollae* soon rejected captured aphids *C. theobaldi*. Most aphids of this species were also sucked out only partially. This species was found to be inadequate food for the larvae of *M. corollae*. At the same time the total weight of aphids consumed per unit of time by larvae allowed to feed on mixture of equal numbers of these species and their essential prey *A. pisum* did not decrease due to higher consumption of the second suitable prey. Resting intervals of the larvae reared only on unsuitable *C. theobaldi* were extremely long and crawling of the larvae was minimized after eating this diet several days.

Our other experiment on the influence of the larval starvation revealed that a temporary food absence lasting about 1/10 of the normal larval development significantly prolonged the length of the larval stage and sharply decreased percentage of insects completing the development. Absolute food deprivation though lasting only one day was more harmful than when the larvae had been exposed to permanent reduction of food up to 25 p. 100 of the optimum consumption. It approximately doubled preimaginal mortality (Ruzicka, Gonzales Cairo, 1976).

All these observations of feeding behaviour in young larvae, abnormalities in behaviour pattern when fed on unsuitable food and the statistically significant results obtained in starved larvae show that the requirement of regular food intake in the larvae is playing an important role in their behaviour. This led us to test the preying activity on a suitable aphid *A. pisum*. For the reason that the measurement of the intake in young larvae is somewhat problematic the activity was studied in larvae from the 4th day of the development. Figure 1 shows the result.

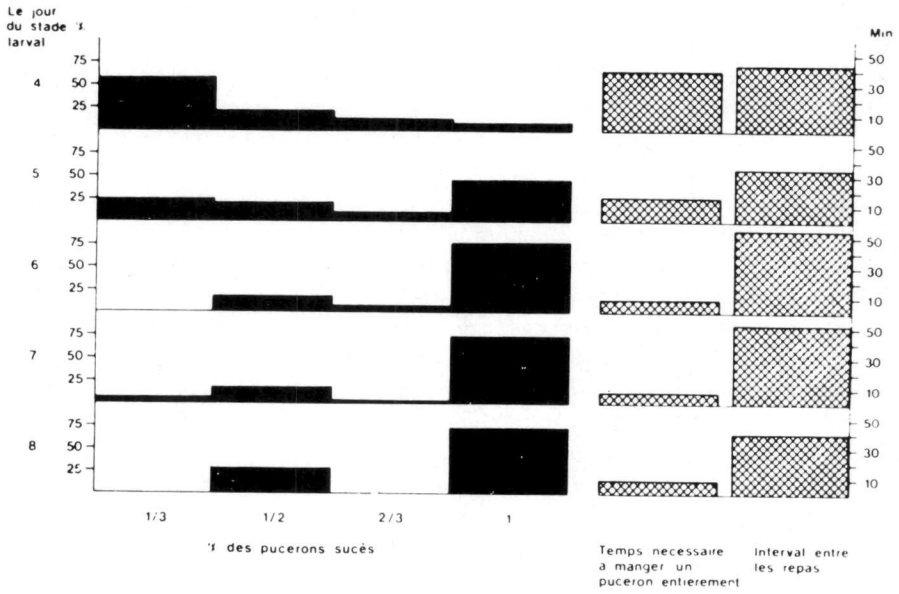


FIG. 1. — *Influence de l'âge des larves de* M. corollae *sur la variabilité de l'activité de prédation.*

It is obvious that the consumed proportion of prey, in our case aphids of *A. pisum* of selected weight 1.8 mg, considerably change from the fourth day onwards. Time required to consume the whole aphid on the fourth day when larvae were still in the second instar was approximately four times longer than at any day of the last third instar which they entered between the 4th and 5th day. We found in larvae of *M. corollae* a very constant pattern of behaviour especially in the middle of the third instar which represented 6th and 7th day of the development.

The average time of resting interval with limited crawling without apparent goal until the next prey was seized was rather stable throughout the second half of the development. The length of resting period of the larva was not significantly affected by the

defecations. In the third instar the majority of the aphids were sucked out completely. Few rejections of incompletely sucked out aphids had occurred most likely only due to quickly satisfied requirements for food which was present in surplus all the time. This observation directs attention also to the fact that more aphids can be killed than actually needed. Benestad Hagvar (1974) observed that third instars of *M. corollae* ate a constant number of *M. persicae* per one hour. This number was independent of density of aphids in *M. corollae* but it was increasing with aphid density in *Syrphus ribesii* L.

Complementary indices from other weight categories of *A. pisum* and their comparison with those from other aphids especially if accompanied by additional parameters as for instance the time of resting and crawling, respectively number of aphids contacted before one is actually captured would provide us with much better knowledge of attractiveness, acceptability and possible repellent impact of certain aphid.

Reçu pour publication en juillet 1978.

References

BENESTAD HAGVAR E., 1974. Effectiveness of larvae of *Syrphus ribesii* and *S. corollae* (*Diptera* ; *Syrphidae*) as predators on *Myzus persicae* (*Homoptera* : *Aphididae*). *Entomophaga*, **19,** 123-134.

BROWN H. D., 1972. Predacious behaviour of four species of *Coccinellidae* (*Coleoptera*) associated with wheat aphid *Schizaphis graminum* (Rondani) in South Africa. *Trans. R. entomol. Soc. Lond.*, **124,** 21-36.

CHANDLER A. E. F., 1969. Locomotory behaviour of first instar larvae of aphidophagous *Syrphidae* (*Diptera*) after contact with aphids. *Anim. Behav.*, **17,** 673-678.

RUZICKA Z., GONZALES CAIRO V., 1976. The effect of larval starvation on the development of *Metasyrphys corollae* (*Diptera*). *Vest. cs. spol. Zool.*, **40,** 206-213.

SMITH B. C., 1965. Growth and development of coccinellid larvae on dry foods (*Coleoptera, Coccinellidae*). *Can. Entomol.*, **97,** 760-768.

Ann. Zool. Écol. anim., 1978, **10** (3), 405-406.

Comportement alimentaire des Coccinelles

G. IPERTI

Station de Zoologie et de lutte biologique, I.N.R.A., Centre de Recherches d'Antibes, 06602 Antibes

Les coccinelles aphidiphages se multiplient presqu'exclusivement aux dépens des pullulations aphidiennes.

Pour se reproduire, les adultes exigent la présence d'une abondante nourriture. Certes, ils peuvent attaquer indifféremment de nombreux types de proies, mais, certaines de ces dernières manifestent parfois, à leur égard un plus fort degré d'attractivité (voir fig. 1).

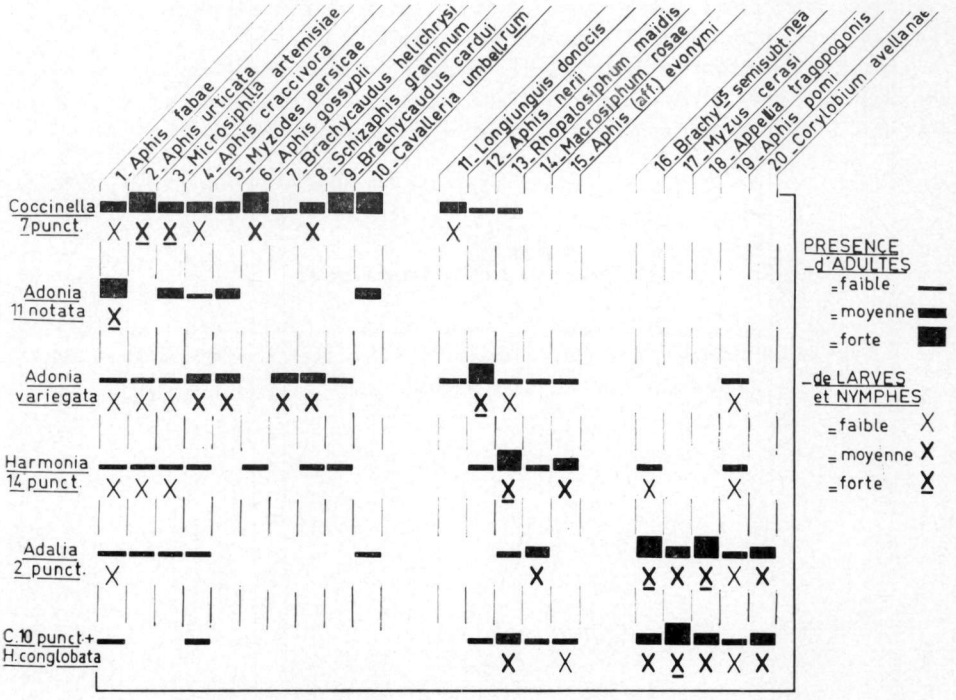


FIG. 1. — *Degré de présence imaginale et larvaire des principales coccinelles sur les pullulations aphidiennes les plus importantes dans les A. M. et les B. A.*

Ainsi :

— *Rhopalosiphum maïdis* Fitch à l'égard d'*H. quatuordecimpunctata*
— *Myzus cerasi* Fabr. à l'égard d'*A. bipunctata*
— *Aphis fabae* Scop. à l'égard de *S. undecimnotata*.

Un tel degré d'attirance des adultes exercé par certaines espèces aphidiennes, joue assurément un rôle dans le déterminisme de la spécificité des coccinelles, mais il s'avère insuffisant pour la définir de façon indiscutable.

Seul, un degré de présence d'une descendance viable (donc de larves) trouvée sur une espèce de pucerons donnée, constitue un élément décisif indispensable à l'appréciation de la valeur des interrelations qui existent réellement entre le consommateur et le consommé (G. Iperti, 1966).

Si l'on approfondit les investigations dans ce sens, on découvre qu'au sein d'une strate végétale préférentielle, chaque espèce de coccinelle se multiplie essentiellement au détriment de certaines espèces de pucerons inféodées à une famille de plantes déterminées.

Ainsi :

— *C. septempunctata* semble essentiellement inféodé aux pucerons des graminées ;
— *A. bipunctata* à ceux des rosacées ;
— *H. quatuordecimpunctata* à ceux des maïs et des phragmites ;
— *S. undecimnotata* à ceux des légumineuses ;

sans parler des coccinelles inféodées aux pucerons des feuillus (comme *Coccinula quatuordecimpustulata* L., *Synharmonia lyncea* Ol., etc...) ou à ceux des conifères (comme *Harmonia quadripunctata* Pont., *Aphidecta obliterata* L.)

Donc, pour définir la spécificité d'une coccinelle la détermination de son microclimat préférentiel et des plantes qu'elle fréquente sélectivement constituent des éléments dont la connaissance revêt un intérêt préalable primordial.

Reçu pour publication en juillet 1978.

Références bibliographiques

IPERTI G., 1966. Comportement naturel des coccinelles aphidiphages du Sud-Est de la France. Leur type de spécificité, leur action prédatrice sur *Aphis fabae* Scop. *Entomophaga*, **11** (2), 203-210.

Ann. Zool. Écol. anim., 1978, **10** (3), 407-413.

Spécificité alimentaire des Entomophages vis-à-vis de leur proie

I. HODEK

Czechoslovak Academy of Science. Institute of Entomology, 12800 *Praha* 2, *Tchécoslovaquie*

Après avoir évoqué les aspects spatio-temporels et les aspects éthologiques de la spécificité, nous allons aborder un aspect, qui n'est pas moins important ; la spécificité des entomophages vis-à-vis de leurs proies ou de leurs hôtes.

Classification de la spécificité (fig. 1)

FIG. 1. — *Les stratégies de survie*

	Tolérance	
	Spécificité	Plasticité
Biotope	Sténotopie (sténothermie, sténohygrie, etc.)	eurytopie (eurythermie, euryhygrie, etc.)
Comportement (de recherche de la proie)	spécialisé	primitif (ou presque absent)
Qualité de la proie	sténophagie = (mono-) oligophagie	euryphagie = polyphagie (panto-)
Densité de la population des proies (développement possible)	seulement avec une densité élevee « sténodemie »	également avec une faible densité (« eurydemie »)
Voltinisme	monovoltinisme obligatoire	polyvoltinisme
Stratégie reproductive	K-	r-
	SPÉCIALISÉS — NON SPÉCIALISÉES LES ESPÈCES DES ENTOMOPHAGES	

En général, on peut considérer la spécificité comme l'une des deux stratégies de survie, des espèces animales, tandis que l'autre est la plasticité qui représente une tendance contraire.

Dans cette perspective, on considère la sténotopie (ou même la monotopie) comme un cas de spécificité vis-à-vis du biotope et l'eurytopie comme un cas de plasticité vis-à-vis du biotope. Il faut chercher, bien sûr les causes de la sténotopie ou de l'eurytopie dans la spécificité vis-à-vis de certains facteurs physiques, comme la température, l'humidité, l'insolation, la concentration des sels, ou vis-à-vis de certains facteurs biotiques comme la végétation ou quelquefois, mais moins souvent, la spécificité alimentaire.

Dans cette perspective, on peut considérer comme un cas de spécificité étroite par exemple le comportement des Hyménoptères parasites qui est très évolué, très raffiné et où beaucoup d'instincts jouent leur rôle, tandis que le comportement de certains prédateurs, par exemple celui des coccinelles qui trouvent leurs proies plus ou moins par hasard, est un cas typique de plasticité.

J'en arrive enfin aux aspects consacrés aux relations directes de l'entomophage vis-à-vis de sa nourriture. Cette spécificité présente à mon avis au moins deux caractères : l'un quantitatif et l'autre qualitatif. Les espèces entomophages diffèrent non seulement par leurs besoins spécifiques ou non spécifiques d'une certaine adéquation de leur nourriture, mais aussi par leurs besoins d'une certaine densité de population des proies et par leurs réactions à l'égard de cette densité. Cet aspect quantitatif constitue un caractère très important, qui décide de l'efficacité d'une espèce entomophage dans la régulation des populations de ravageurs.

Si on veut pousser cette distinction encore plus loin on pourrait considérer comme spécialisés des insectes qui possèdent un monovoltinisme obligatoire ou bien généralement une stratégie reproductive du type « K », tandis que les insectes polyvoltins ou bien généralement les insectes qui présentent une stratégie reproductive du type « r » sont des espèces plastiques que les anglais appellent insectes « generalist ». Maintenant, abordons l'aspect qualitatif de la spécificité nutritive.

Avantages comparés de l'oligophagie et de la polyphagie

La spécificité vis-à-vis de la qualité de la nourriture est un sujet fréquemment rapporté dans les publications générales et théoriques sur les entomophages. On s'est assez longtemps heurté sur les avantages et les désavantages respectifs de l'oligophagie et de la polyphagie, particulièrement pour déterminer l'adéquation d'un entomophage destiné à être utilisé en lutte biologique. Assez fréquemment les entomophages oligophages étaient considérés comme supérieurs grâce à leur adaptation plus étroite vis-à-vis de leurs hôtes. Récemment, on est arrivé à la conclusion, qu'en général les deux types d'entomophages ont la même valeur, parce que l'adaptation moins étroite des insectes polyphages est compensée par leur possibilité de survie manifestée au dépend des proies alternatives si la proie principale est absente.

Moment où se décide la spécificité

Il me semble que pour bien connaître la spécificité des entomophages il est assez

important de se rendre compte comment la spécificité se manifeste et à quel stade d'ontogénie (fig. 2).

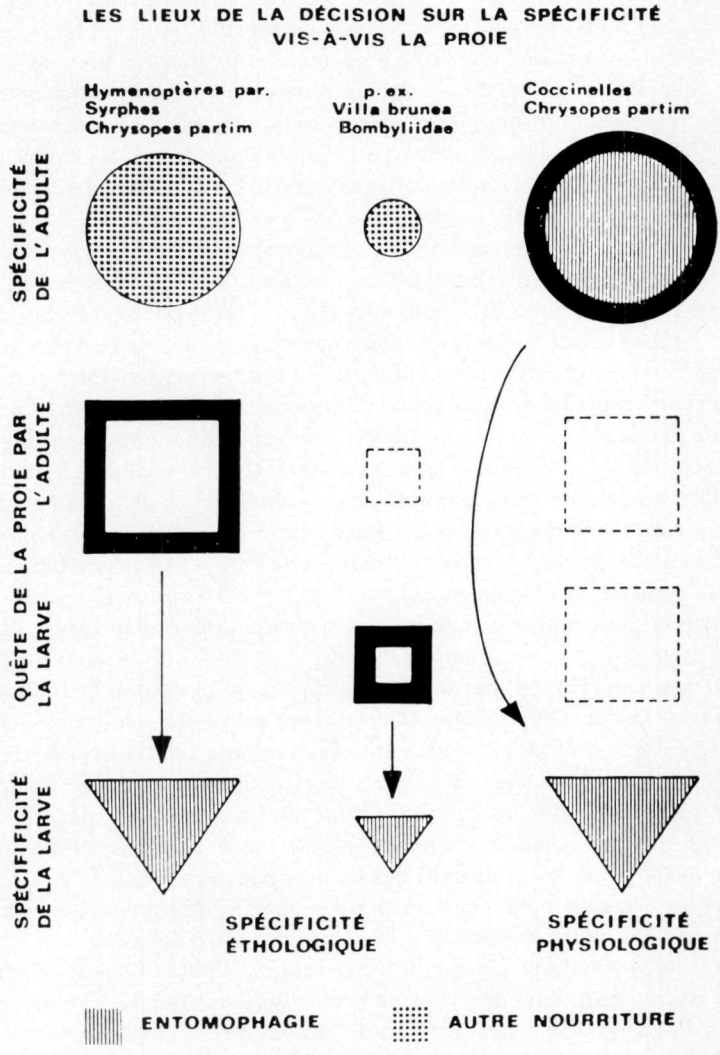


FIG. 2.

Dans ce schéma, je reconnais deux possibilités principales : la décision physiologique ou nutritive et la décision éthologique ou sensorielle. Chez les Hyménoptères parasites, chez les Syrphes, chez quelques Chrysopes et chez les autres auxiliaires qui ne sont pas entomophages au stade adulte, c'est par le comportement de recherche de la proie que la spécificité de l'espèce se détermine.

Au contraire, chez les Coccinelles ou chez les Chrysopes, qui sont aphidiphages aussi bien au stade adulte qu'aux stades larvaires et chez des prédateurs analogues,

la spécificité est déterminée par la réaction des ovaires de l'adulte. Les adultes rencontrent la proie par hasard et ne mangent pas seulement les proies essentielles mais aussi les proies alternatives et même les nourritures toxiques. Mais, leurs ovaires murissent exclusivement lorsque les femelles mangent assez de nourriture essentielle ; et c'est seulement dans une telle situation que les femelles pondent leurs œufs. Donc, ici, le comportement ne joue pas le rôle prédominant pour décider de la spécificité de l'espèce, elle dépend plutôt de la réponse physiologique, particulièrement chez les femelles. Cette relation se manifeste encore plus nettement chez *Chrysopa perla* L. Philippe (1972) a trouvé qu'une partie de la population des mâles nourris avec une diète alternative de miel et de pollen peut assurer la descendance de femelles convenablement nourries avec des pucerons.

Bien sûr, il existe également plusieurs scénarios intermédiaires entre celui du type éthologique et celui du type physiologique. Ainsi le cas particulier de *Villa brunnea*, qui est un parasite de la Processionaire du pin étudié par Du Merle (1971) : chez ce parasite, ce sont plutôt les larves qui cherchent les cocons de la Processionaire du Pin. Mais, en principe chez *V. brunnea* il s'agit d'un déterminisme éthologique ou sensoriel de la spécificité. Quelles sont les conséquences de cette différence entre les deux types entomophages qui manifestent un déterminisme éthologique ou physiologique de leur spécificité. La plus importante conséquence notée chez les entomophages qui présentent un déterminisme physiologique, c'est-à-dire nutritif, réside dans le fait que les observations de consommation de certaines proies ne sont pas assez significatives pour comprendre le type de relation qui existe entre cet entomophage et sa proie. Il faut réaliser des expériences, pour établir s'il s'agit d'une proie essentielle ou alternative et pour mesurer le taux de son adéquation par la survie, la fécondité etc...

Dans le premier groupe, particulièrement chez les parasites, la situation est tout à fait différente. On possède de longues listes des parasites qui sont obtenues à partir de la récolte de certains hôtes — et ces données sont une preuve directe de l'adéquation nutritive de ces hôtes. Mais ici, on manque d'observation sur le comportement, on manque de données, sur les cas où l'activité du parasite n'est pas couronnée de succès, on ne sait pas combien de temps le parasite a cherché, en vain, son hôte, combien de fois il pond des œufs dans des hôtes inadéquats etc...

Par opposition, comme je l'ai déjà signalé, chez les prédateurs, les observations ne donnent pas des informations suffisantes et il faut faire des expériences, pour établir la spécificité réelle du prédateur. C'est pourquoi, il me semble assez étrange que récemment encore on publie des listes de proies ingérées par les prédateurs comme les listes de Pruszynski et Lipa (1970) pour *Adalia bipunctata* L. ou de Vaundell et Storch (1972) pour *Hippodamia convergens* Gu. Pendant les dernières années beaucoup de données se sont accumulées dans ce domaine et c'est avec un grand plaisir que je peux dire que c'est en partie grâce aux efforts des participants de cette réunion qu'un progrès important a été rendu possible. Citons seulement les résultats de Canard et de ses collaborateurs pour les Névroptères, Chrysopes et Hémérobes, d'Iperti pour six espèces de Coccinelles, ou les résultats de Ruzicka sur les larves de Syrphes et de Lyon sur les adultes de ce groupe.

Bien sûr, chez beaucoup d'espèces de prédateurs la spécificité alimentaire reste encore une complète énigme. C'est pourquoi il faut poursuivre des études dans cette voie pendant encore assez longtemps.

Mais, même si la spécificité des entomophages est déjà établie, les raisons de cette spécificité restent encore inconnues dans la plupart des cas. Il est assez curieux de constater que les études de nutrition des insectes évitent presque toujours les entomophages. On manque d'analyses sur la composition chimique des proies, on ne sait pas quelles sont les aminoacides essentiels, les phagostimulants, etc. A mon avis, cela explique pourquoi les progrès concernant les nourritures artificielles des entomophages sont aussi en retard par rapport à ceux réalisés chez les phytophages.

Il ne faudrait pas oublier cependant que certains chercheurs, dont l'équipe du Pr. Laviolette à Lyon, Bounias à Avignon, Ferran à Antibes ont déjà réalisé depuis quelques années des progrès substantiels dans ce domaine.

Peut-être pouvons-nous nous inspirer du développement des études de nutrition réalisées chez les phytophages qui schématiquement comprend deux grandes étapes successives :

1) Dans la première étape les analyses ont permis de découvrir que les constituants nutritifs principaux sont très semblables chez tous les insectes étudiés. C'est à partir de ces études que l'hypothèse préliminaire de Fraenkel (1959*a*, *b*) a été formulée, c'est-à-dire que tous les insectes ont en principe besoin de substances identiques.

Dix années plus tard, Fraenkel (1969) a publié sa théorie, suivant laquelle la spécificité des insectes phytophages est déterminée par les substances secondaires des plantes, celles qui ne sont pas essentielles ni pour le développement des plantes ni pour la nutrition des insectes et ne servent que de signaux (= token stimuli). Ce sont les stimulants olfactifs (les attractifs et les « arrêteurs » sont positifs, les répulsifs sont négatifs) qui rendent possibles la localisation de la plante-hôte ainsi que son identification et les stimulants gustatifs (les incitateurs sont positifs et les dissuasifs sont négatifs) qui influencent la détermination de la qualité des aliments et leur consommation durable (Beck, 1965, Hsiao, 1972). En effet, c'est précisément par ces substances secondaires (ou allellochimiques) que la sténophagie étroite ou l'oligophagie des phytophages est déterminée. Cette théorie est soutenue par plusieurs expériences dont la plus fréquemment citée est celle de Waldbauer, 1964 effectuée chez les chenilles d'un Sphingide *Protoparce sexta*, qui est inféodé aux plantes de la familles de *Solanaceae*. Les larves avec les palpes maxillaires amputés se développent également avec succès sur d'autres plantes que les *Solanaceae*.

2) Mais cet aspect de la spécificité ne représente pas l'entière réalité sur la spécificité. Graduellement des informations contradictoires apparaissent : des données obtenues chez des insectes dépourvus d'organes sensoriels pourraient indiquer les autres sources de la spécificité, ce qui tendrait à prouver l'oligophagie de ces insectes polyphages artificiels.

Ces derniers insectes ne se développent pas de la même façon sur toutes les plantes acceptées. Les causes les plus souvent invoquées sont la différence de digestibilité des substances nutritives de la plante et celle de leur convertibilité dans les tissus des insectes phytophages. C'est pourquoi les travaux récents abondent d'index de convertibilité etc...

Des études analogues ne sont pas encore assez développées chez les entomophages ; de leurs progrès dépend la découverte des nourritures artificielles d'entomophages, qui constituent à mon avis, une condition « sine qua non » pour dévelop-

per des élevages de masse en particulier ceux des prédateurs afin de promouvoir leur utilisation.

Jusqu'ici on a évoqué l'aspect qualitatif de la spécificité. Mais je trouve l'aspect quantitatif aussi important (fig. 3). De même que les entomophages peuvent utiliser

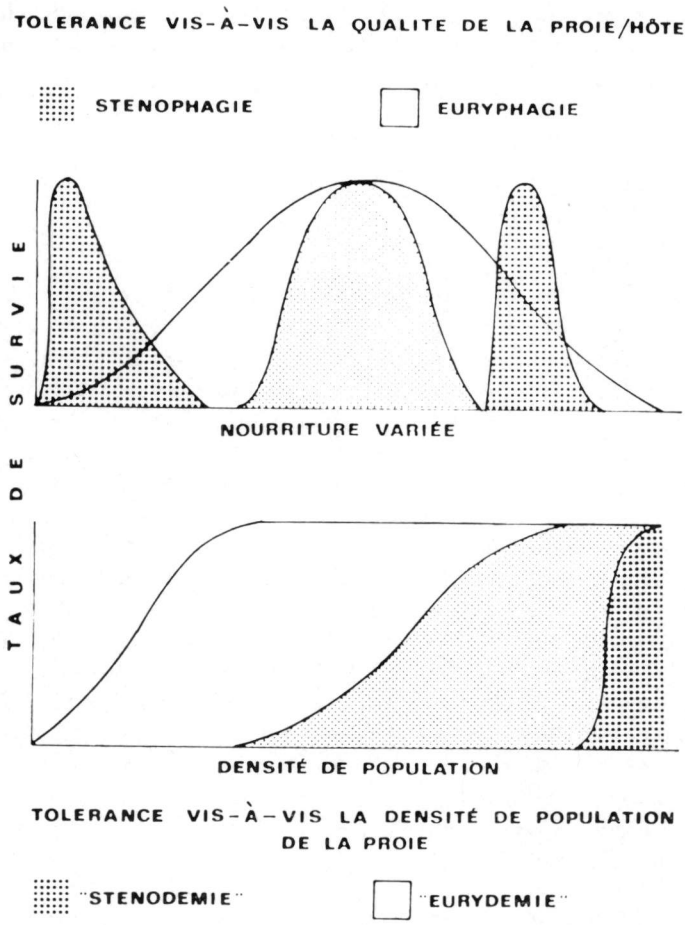


FIG. 3.

un éventail différent de la qualité de la proie ou de l'hôte, ils peuvent également présenter des différences quant à leurs besoins par rapport à la densité de la population de proie. Ainsi, les entomophages qui manifestent une recherche précise de leur proie, peuvent subsister sur une densité moins élevée.

Si la densité de population d'un ravageur augmente, les entomophages de ce ravageur peuvent réagir de deux manières, décrites déjà en 1949 par Solomon ; ils peuvent accroître leur abondance par une réaction « numérique » où ils peuvent augmenter leur voracité (le nombre de ravageurs consommés ou détruits) par une réaction « fonctionnelle » ou « comportementale ». La réaction « fonctionnelle » n'est pas elle-même très souvent responsable du contrôle du ravageur (Huffaker *et al.*

1971) elle est plus prononcée chez les entomophages oligophages, parce que les polyphages ne peuvent pas être très profondément affectés de cette façon, par la densité de la population d'un seul hôte ou de sa proie. Mais cette réaction « fonctionnelle » présente un avantage — elle se produit déjà très tôt, dans la même génération de l'entomophage. Au contraire la réaction « numérique » est considérée comme responsable du contrôle du ravageur mais elle se développe progressivement au cours de plusieurs générations. La réponse numérique est le résultat de trois composantes (Huffaker *et al.* 1968) :

1) la concentration des prédateurs sur les lieux où la densité de population des ravageurs est élevée ;
2) l'augmentation de la fécondité ;
3) l'augmentation de la survie des larves.

C'est par les deux dernières composantes que les deux réactions, fonctionnelle et numérique, sont liées. En effet, la réaction numérique est progressivement produite par la réaction fonctionnelle, inhérente à l'augmentation de la survie et particulièrement de la fécondité des entomophages.

Cette dépendance a été aussi rapportée par Labeyrie (1960) il y a déjà 17 ans chez l'hymenoptère *Diadromus* parasite de la Teigne du poireau (*Acrolepia assectella*). La fécondité de ce parasite augmente d'un tiers lorsqu'il y a cinq hôtes par femelle, par rapport à ce qu'elle est quand il y a un ou deux hôtes par femelle.

Les entomophages peuvent se différencier en ce qui concerne ces deux réactions. La meilleure illustration de ces relations que j'ai trouvée l'a été non pas chez les insectes entomophages mais chez les mammifères entomophages par Holling. Mais en principe les relations sont analogues chez les insectes. A mon avis, le développement de ce type d'études, qui manque encore chez les entomophages, et une condition « sine qua non » pour comprendre l'activité des entomophages et pour les utiliser rationnellement.

Reçu pour publication en juillet 1978.

Ann. Zool. Écol. anim., 1978, **10** (3), 415-421.

La spécificité nutritive chez les larves de *Metasyrphus corollae* L.

Z. RŮŽIČKA

Czechoslovak Academy of Science, Insitute of Entomology 12800 *Praha* 2,
Tchécoslovaquie

Les différentes espèces de pucerons qui servent de proies aux larves des diverses espèces de Syrphes ont fait l'objet de publications de la part de plusieurs auteurs, par exemple Butler, et Werner (1957), Dusek et Láska (1959) Okuno (1967). Ces listes sont basées d'habitude sur de nombreuses récoltes d'échantillons prélevés sur des plantes infestées par les pucerons et elles montrent que seulement quelques espèces de Syrphides sont strictement spécialisées étant liées à certains pucerons ou peut-être à leur plante-hôte.

La liste des proies de *Metasyrphus corollae* L., espèce modèle que nous avons choisie pour nos recherches, a jusqu'ici dépassé 30 espèces. Mais les observations de proies qui ont été dévorées ou simplement trouvées près des larves des Syrphes ne contribuent pas beaucoup à comprendre la spécificité vraie du prédateur. Il est difficile sinon impossible de faire une évaluation quantitative précise de ces données pour établir si un certain puceron est convenable, quoique la mobilité des larves de syrphes soit limitée en comparaison avec celle des Coccinelles. Plusieurs autres facteurs, tels que le type et la situation de la localité, la position verticale d'une colonie aphidienne, la période de l'année, ou la fréquence d'autres proies influent évidemment sur les résultats. Sur les plantes qui sont régulièrement infestées par plusieurs espèces de Pucerons, on peut trouver les larves grâce à leur déplacement limité ; on peut les trouver aussi en présence de la nourriture qu'elles ont évitée, la meilleure nourriture étant consommée auparavant par celles-ci ou par d'autres prédateurs. Souvent ces relations ne nous permettent pas de prédire l'effet probable de la prédation sur le développement de la population aphidienne.

Malgré toute l'imprécision probable, le degré de présence des larves de *M. corollae*, ainsi que d'autres Syrphes polyphages communs sur les colonies de divers Pucerons nous fournit des renseignements préliminaires (Pelov, 1972*a*, *b*) sur l'existence d'un certain degré de préférence à l'égard de quelques pucerons-hôtes.

Pendant les vingt dernières années passées la spécificité des prédateurs a été très bien étudiée par plusieurs auteurs chez les coccinelles, entre autres par Hodek (1960) et par Iperti (1965), et plus récemment aussi chez les Névroptères, par exemple *Chrysopa perla* L. par Canard (1970*a*, *b*). Chez les espèces de Syrphes polyphages, qui sont aussi les plus abondantes et qui présentent le plus grand intérêt du point de vue économique, une spécificité semblable existe et influe sur leur efficacité pour limiter des populations d'espèces particulières de Pucerons (Ruzicka, 1969, 1975, 1976, Schmutterer 1972).

M. corollae, un des Syrphes les plus communs dans notre pays, est régulièrement présent par exemple sur luzerne, sur choux de Bruxelles ou sur les champs de blé. Nous avons apprécié la valeur et l'adéquation de quelques Pucerons qui sont déjà connus, pour être consommés par les larves, mais aussi de ceux qui ne semblaient pas constituer leur proie régulière. La figure 1 résume les résultats de quelques caracté-

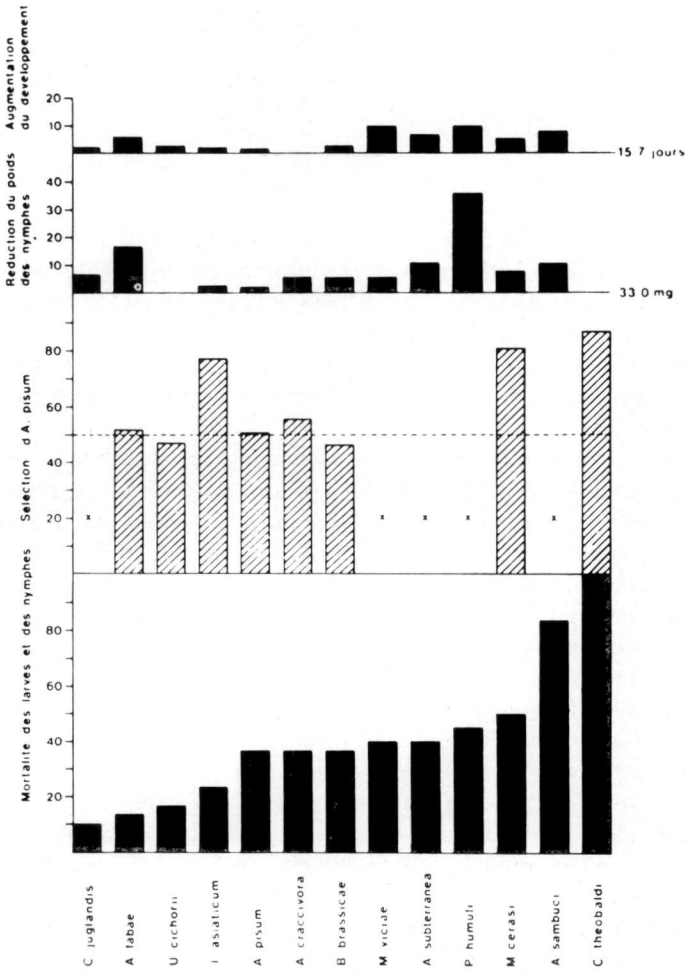


FIG. 1. — *L'influence des pucerons sur le développement des larves et nymphes de* M. corrolae *et le comportement sélectif des larves sur un mélange des nombres identiques d'*A. pisum *et d'autres pucerons testés.*

ristiques de développement de ces Pucerons et elle contient aussi les résultats des essais de choix où les larves ont toujours obtenu un mélange en nombres égaux de larves examinées et une proie convenable *Acyrthosiphon pisum*, Harris, sur laquelle les larves ont été entretenues continuellement pendant de nombreuses générations au laboratoire.

Sans compter *A. pisum*, les larves se développaient également sur *Uroleucon cichorii* et *Brevicoryne brassicae*. Même les espèces *Callaphis juglandis*, *Impatientinum*

asiaticum et *Aphis craccivora* semblent être une nourriture convenable, bien qu'*Impatientinum asiaticum* ait été choisi dans le mélange moins fréquemment que les autres, probablement à cause de la dureté de sa cuticule et de la forme allongée du corps qui constituent des éléments susceptibles d'influencer négativement l'attraction de cette proie ainsi que sa capture. *Aphis fabae* peut être également considéré comme une nourriture convenable, surtout grâce à la faible mortalité préimaginale de ce Puceron. Les espèces *Megoura viciae*, *Anuraphis subterranea*, *Phorodon humuli* et *Myzus cerasi* ne peuvent être considérées que comme des nourritures de remplacement car leur influence sur le développement s'avère négative. Près de 15 % des larves de *M. corollae* ont été capables d'accomplir leur développement même sur *Aphis sambuci* et quelques-uns des adultes éclos ont été capables de pondre un petit nombre d'œufs dont une partie a pu éclore. Ce puceron cependant, doit être considéré comme une nourriture larvaire de secours.

La mort inévitable des larves élevées exclusivement sur *Cavariella theobaldi* peut être provoquée soit par une insuffisance de valeur nutritive soit par la présence d'une substance nocive qui peut même probablement produire une répulsion ou encore une absence d'attraction de cette proie. Cette activité est évidemment assez limitée parce que les larves d'autres espèces de Syrphes se nourrisse régulièrement sur ce Puceron et leur développement n'en a pas été apparemment affecté. La première explication possible est appuyée par la période relativement longue pendant laquelle les larves ont subsisté sur ce Puceron. Mais ces larves n'ont atteint qu'une taille extrêmement petite les plus grandes atteignent celle d'un individu du début du deuxième stade. La deuxième explication s'appuie sur le fait que *Cavariella theobaldi* est délaissé lorsqu'il est offert en mélange avec un puceron convenable. Cette expérience montre clairement une capacité des larves à discerner et à éviter la nourriture d'une proie inappropriée. La toxicité de *Cavariella theobaldi* vis-à-vis des larves de *M. corollae* est indiquée par une expérience au cours de laquelle les larves laissées à jeun un jour se développent mieux que les larves qui se nourrissent sur cette proie pendant la même période de temps. L'insuffisance nutritive supplémentaire cependant ne peut pas être laissée de côté.

Habituellement la toxicité d'un Puceron est considérée comme étant causée par la présence de substances extraites dans les plantes par les Pucerons. Avant tout les alcaloïdes et les glycosides toxiques sont responsables d'une altération du développement ou même de la mort du prédateur. Nous avons obtenu un résultat qui me semble être en concordance avec cette supposition. L'effet néfaste d'*Anuraphis subterranea* est beaucoup moins important que celui de *Cavariella theobaldi*, bien que les deux Pucerons aient été ramassés sur la même plante-hôte. Même l'alimentation des larves avec *Aphis fabae* inféodé à *Pastinaca sativa* ne retarde pas leur développement et n'accroit pas leur mortalité.

Je vais présenter quelques résultats des expériences qui m'ont servi à examiner la capacité qu'ont les larves de choisir leur proie dans le mélange d'*Acyrthosiphon pisum* et un des huit pucerons examinés. Le choix final de la proie peut être influencé non seulement par le fait que le Puceron soit convenable mais aussi par sa protection morphologique. On a prouvé par expérience que chez les larves plus âgées aucune préférence importante pour la taille du Puceron n'existe quand il s'agit d'une espèce dont les stades ne diffèrent pas quant au type de la cuticule. La préférence pour *Aphis craccivora* a augmenté jusqu'à égaler presque celle enregistrée

chez *Aphis fabae* lorsqu'on a offert les Pucerons du quatrième stade au lieu d'adultes aptères d'*Aphis craccivora* dont le corps est couvert d'une cuticule lisse et dure. Les larves semblent trouver une difficulté à perforer la cuticule dure. La capacité d'éviter dans une certaine mesure *Cavariella theobaldi* qui présente une cuticule molle dans un mélange avec *Acyrthosiphon pisum*, ainsi que, le rejet régulier de ce Puceron très vite après sa capture révèle la présence d'une substance répulsive qui est vraisemblablement spécifique du Puceron et non extraite de la plante par ce dernier.

Pour confirmer la validité des résultats obtenus au laboratoire, nous avons décidé d'étudier également la spéficité nutritive des larves de *M. corollae* dans la nature. Dans ce but nous avons choisi deux Pucerons qui diffèrent par leur valeur nutritive et par leur attractivité vis-à-vis des larves (Ruzicka, 1969).

Dans une expérience préliminaire au laboratoire nous avons trouvé que le développement préimaginal de *M. corollae* nourri avec *M. persicae* demandait à peu près 11 % plus de temps que celui observé chez des larves alimentées avec *Brevicoryne brassicae*. Même la diminution du poids des pupes élevées sur *M. persicae* correspond à peu près à cette valeur. Du mélange en nombres égaux des deux espèces les larves ont sélectionné de façon significative l'espèce la plus appropriée c'est-à-dire *Brevicoryne brassicae*. Le degré de préférence pour la meilleure nourriture est en même temps indépendant de l'âge des larves lorsqu'elles sont élevées sur un tel mélange (fig. 2). Une alimentation précédente constituée par du *Myzus persicae*, moins conve-

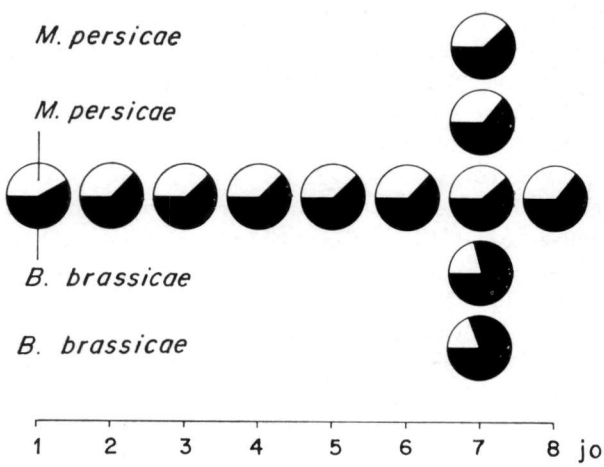


FIG. 2. — *La prédation sélective par les larves de* M. corollae *sur un mélange des nombres identiques de* B. brassicae *et* M. persicae. *L'influence des dates précédentes.*

nable, n'a pas changé le degré de préférence vis-à-vis de la meilleure nourriture, c'est-à-dire, à l'égard de *Brevicoryne brassicae* ; cela a été vérifié par une répétition de l'expérience. Le degré de préférence vis-à-vis de *Brevicoryne brassicae*, qui est normalement préféré, a cependant considérablement augmenté après que l'insecte ait été préalablement nourri sur cette espèce.

Dans une cage isolée, renfermant 10 m² d'un champ de choux de Bruxelles, nous avons infesté les plantes en nombre égaux de *Myzus persicae* et de *Brevicoryne brassicae* du 1er stade. Ensuite nous avons comparé le développement de la population

dans la cage sans prédateur avec celui enregistré dans une autre cage où des Syrphes issus d'un élevage effectué au laboratoire ont été lâchées (fig. 3 et 4). Les adultes,

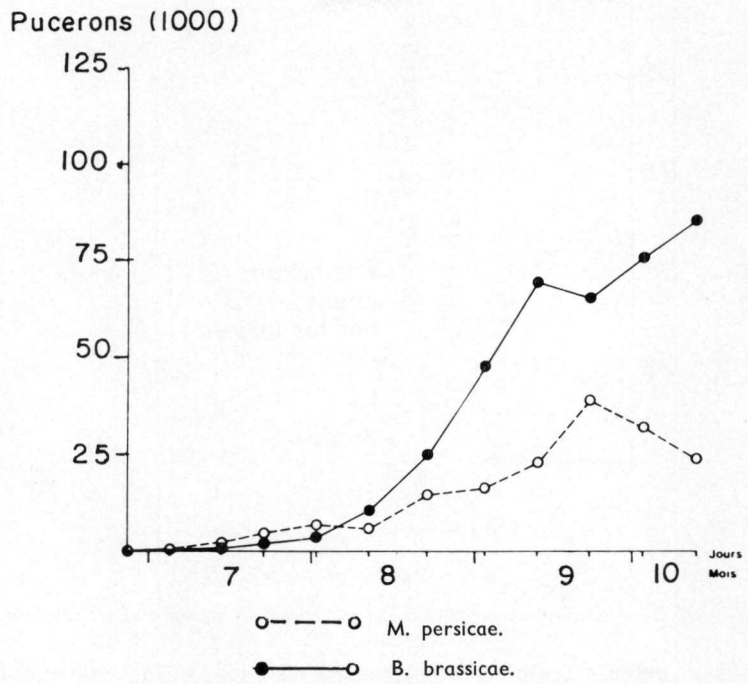


FIG. 3. — *Développement des populations des pucerons dans la cage sans* M. corollae.

surtout ceux du deuxième lâcher, ont immédiatement pondu beaucoup d'œufs. Leur oviposition intensive a duré à peu près une semaine. Cette expérience a montré que les larves non seulement étaient capables de diminuer substantiellement la population des deux pucerons, mais elles ont aussi causé un changement en proportion des espèces aphidiennes en faveur de *M. persicae*, qui est le Puceron le moins souvent choisi. *M. persicae*, qui est même devenue l'espèce la plus nombreuse de nouveau, après que *Brevicoryne brassicae* ait conquis sa suprématie pour la première fois au cours de la deuxième moitié du mois d'août. Le changement noté en faveur de *M. persicae* dans la cage qui contient les Syrphes lâchés découle de la nourriture sélective des larves de *M. corollae* ; cela a été confirmé par le fait qu'après la fin de la période d'alimentation des larves de syrphes *B. brassicae* a bientôt reconquis sa suprématie dans la population aphidienne.

Dans ce champ nous avons enregistré l'effet d'autres prédateurs, représentés dans la plupart des cas par les Syrphes polyphages. Leur nourriture a occasionné un changement identique dans les populations de *M. persicae* et de *B. brassicae*.

On a souvent rapporté qu'en quelques années les Syrphes représentent le principal groupe de prédateurs même sur d'autres récoltes. Les espèces polyphages sont ordinairement dominantes. Nous avons récemment observé que la proportion des Syrphes parmi l'ensemble des prédateurs, comme la proportion des espèces aphidiennes ont substantiellement différé au cours de la même année entre deux champs

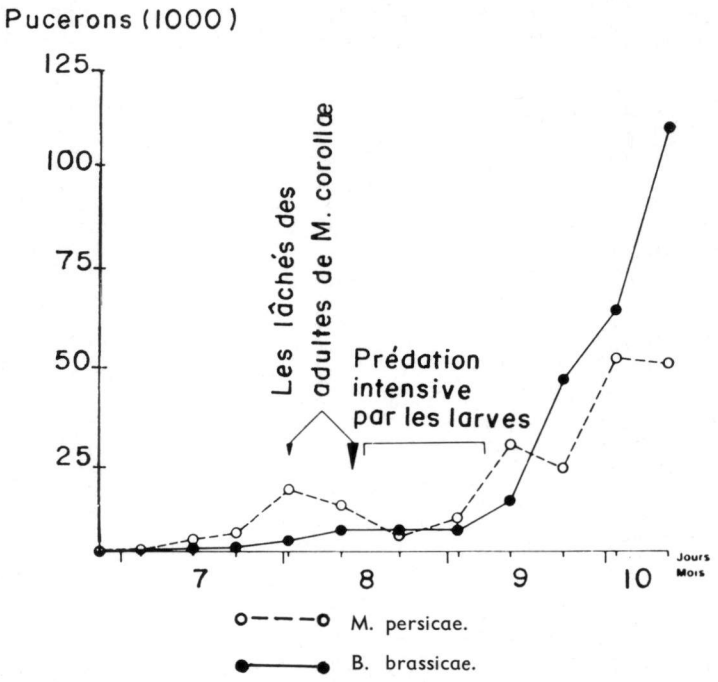


FIG. 4. — *Développement des populations des pucerons dans la cage avec* M. corollae.

d'orge situés à quelques centaines de mètres de distance l'un de l'autre et entourés d'habitats semblables. Nos résultats préliminaires indiquent que le nombre relatif de Syrphes parmi l'ensemble des prédateurs ainsi que leur nombre absolu sur les récoltes qui sont infestées par différentes espèces des Pucerons pourraient être largement influencés par la fréquence des espèces aphidiennes particulières. La figure 5 montre la différence d'infestation aphidienne et la présence des deux groupes de prédateurs dans les champs d'orge.

La présence accrue de Syrphes sur le champ nº 1 semble se rattacher à une abondance importante de Pucerons, surtout au niveau considérablement élevé des populations de *Sitobion avenae*. C'est *Episyrphus balteatus* espèce polyphage qui représente la plupart des Syrphes rencontrés. Beaucoup moins communes *Sphaerophoria scripta* et *Metasyrphus corollae* n'ont pas montré un nombre différent entre les deux champs. On ne sait pas encore si la présence plus élevée de *Sitobion avenae* peut être attribuée à la nourriture sélective des larves de Syrphes qui ont laissé plus de Pucerons de cette espèce sur les plantes ; ce qui serait une situation analogue à celle que nous avons observée sur le champ du choux de Bruxelles, où la présence plus élevée de Syrphes découlait simplement du niveau de population plus élevé du Puceron qui a attiré les femelles gravides. L'oviposition préférentielle des Syrphes très mobiles pourrait jouer un rôle important dans ce cas particulier. Le comportement sélectif des femelles en état de pondre est rapportée par Reepmeyer (1969). Chandler (1968), qui a démontré que pour l'oviposition d'*Episyrphus balteatus* c'est le facteur optique qui est très important, rapporte que les femelles de cette espèce préfèrent pondre significativement plus d'œufs près des pucerons isolés ou près de leurs petites colonies

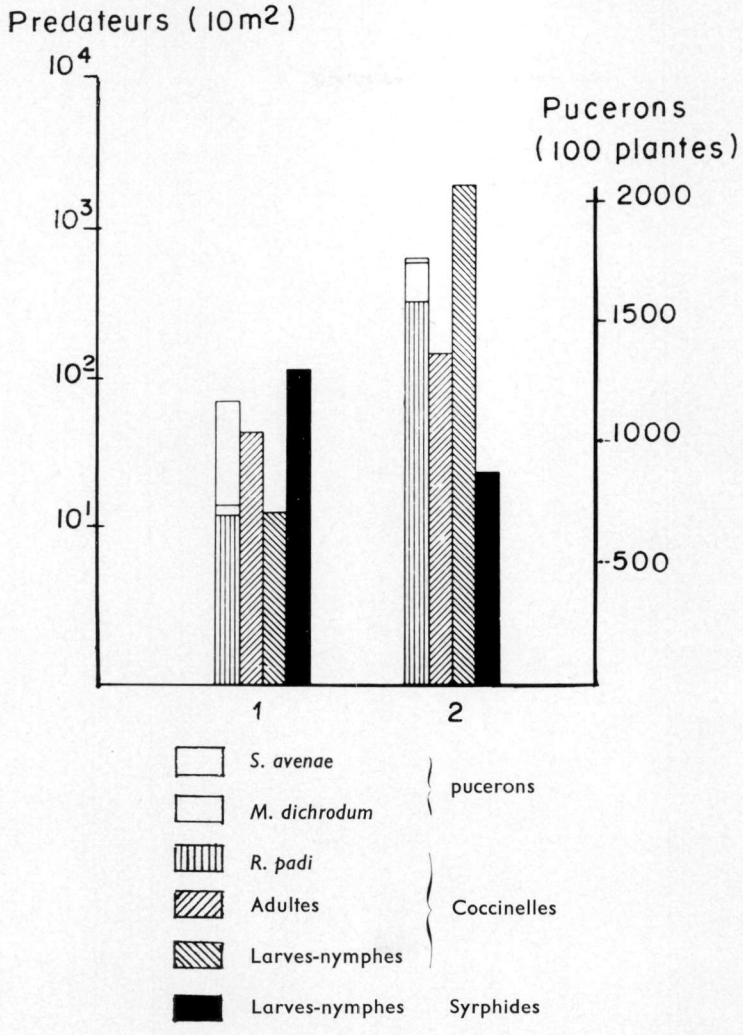


FIG. 5. — *Présence des pucerons. Coccinelles et Syrphides sur les champs de l'orge.*

que près des grandes colonies Tandis que par exemple, *Metopolophium dirhodum* forme normalement des colonies de 5 à 15 individus et que les colonies de *Rhopalosiphum padi* sont normalement plusieurs fois plus grandes, les Pucerons de l'espèce *Sitobion avenae* restent d'habitude isolés.

Mais on doit admettre que la différence du niveau total d'infestation pourrait entraîner une disproportion dans la présence de ces groupes de prédateurs. Vu sous cet angle, on projète d'étudier le développement des populations aphidiennes par rapport aux prédateurs présents dans les champs d'orge.

Reçu pour publication en juillet 1978.

Ann. Zool. Écol. anim., 1978, **10** (3), 423-432.

Causes de la non-adéquation des proies chez les Coccinelles aphidiphages

I. HODEK

Institut d'Entomologie, Académie des Sciences, Praha 12800

L'avantage ou le désavantage d'une étroite spécificité alimentaire des entomophages y compris chez les coccinelles est assez souvent discuté et il existe des arguments en faveur de la spécificité et d'autres qui sont en sa défaveur comme je l'ai déjà précédemment indiqué. Ces controverses restent dans la plupart des cas plutôt théoriques et pendant longtemps on a manqué de données expérimentales sur la spécificité des coccinelles à l'égard de leur proie. On a produit des listes de proies, où on a accumulé les observations sur les coccinelles qui dévorent telles ou telles proies (Schilder et Schilder 1928 et d'autres). Mais chez les prédateurs ces seules observations n'apportent rien sur la qualité nutritive des proies.

C'est à cause de ces longues listes de proies dévorées qu'on a supposé de façon erronée que les prédateurs en général sont polyphages. C'est à cause de ces longues listes que la spécificité alimentaire a échappé à beaucoup d'auteurs. En effet, même un des spécialistes les plus renommés des insectes entomophages comme Balduf, (1935) a conclu que les coccinelles aphidiphages appartenant aux tribus des *Hippodamiini* et des *Coccinellini* ne font pas de différence entre les différents pucerons. Cette attitude prévalait de façon générale encore vers les années cinquante et soixante, tout récemment elle n'était pas du tout exceptionnelle. Les spécialistes polonais Pruszynski et Lipa (1970) conclurent dans leur travail sur *Adalia bipunctata* L., il y a sept ans, que tous les pucerons qui vivent sur les arbres et sur les arbustes représentent une proie favorable vis-à-vis de cette coccinelle, tandis que les pucerons des autres habitats lui sont défavorables. Cette conclusion, vis-à-vis des résultats obtenus antérieurement par plusieurs auteurs sur l'influence défavorable d'*Aphis sambuci* et même d'*Aphis fabae* Scopoli dont on parlera plus loin, semble représenter une généralisation assez erronée.

C'est cette supposition d'une grande polyphagie des Coccinelles aphidiphages qui nous a amené à essayer de faire la distinction entre la proie acceptée et la proie vraiment favorable. A la suite des expériences menées avec *A. sambuci* qui est un puceron tout à fait défavorable pour *Coccinella septempunctata* L. (Hodek, 1956, 1957*a*, *b*), j'ai défini l'existence des proies essentielles (ou principales) par le fait que les larves réussissent à se développer et que les femelles peuvent pondre des œufs (Hodek, 1960) (fig. 1). Les proies alternatives assurent seulement un apport énergétique et peuvent alors prolonger la longévité par rapport aux insectes qui ne se nourrissent pas. Naturellement, il existe des états transitoires entre ces deux extrê-

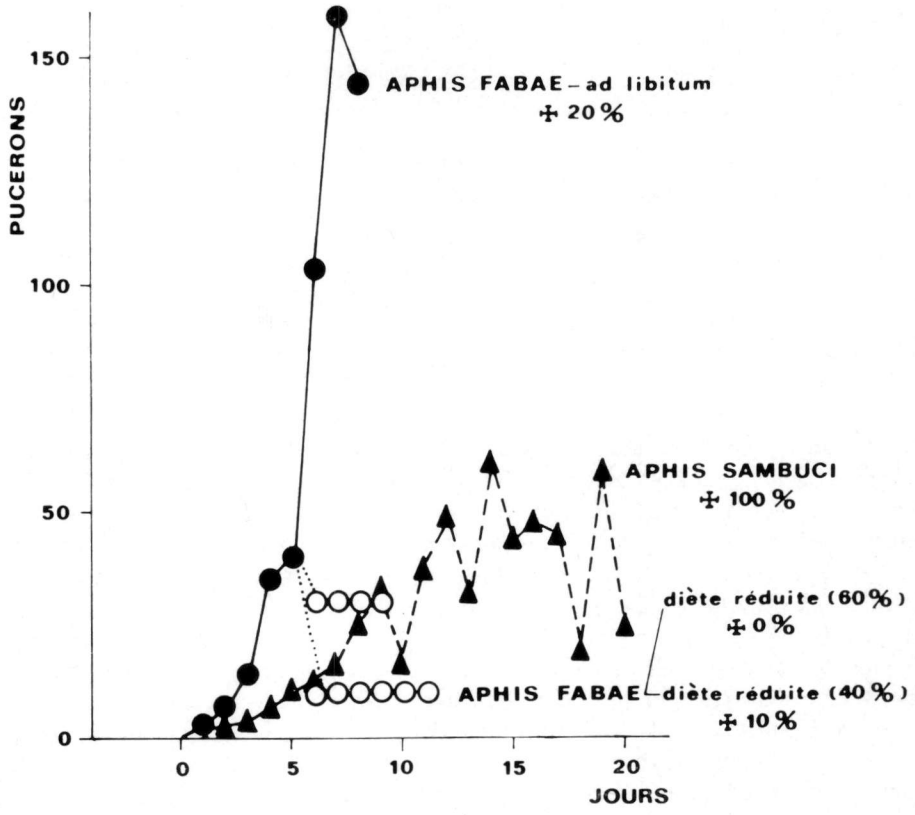


FIG. 1.

mes, c'est-à-dire des proies qui présentent différents niveaux d'adéquation dont on mesure l'intensité par la vitesse de développement des larves, par leur pourcentage de mortalité et par la fécondité des femelles.

En effectuant des expériences détaillées plusieurs auteurs ont ensuite déterminé les proies défavorables et celles qui ont des degrés différents d'adéquation chez quelques espèces de Coccinelles. Ainsi en France, Iperti (1965) a examiné expérimentalement douze espèces de pucerons *Appelia tragopogonis* (Kaltenbach), *Aphis pomi* (Degeer), *Brachycaudus persicae* (Passerini), *Myzus cerasi* (Fabricius), *Rhopalosiphum maidis* (Fitch), *Aphis craccivora* (Koch), *Aphis nerii* (Boyer de Fonscolombe), *Macrosiphoniella artemisiae* (Boyer de Fonscolombe), *Myzus persicae* (Sulzer), *Aphis gossypii* (Glover), *Aphis urticata* (Fabricius), *Longiunguis donacis* (Passerini), *Aphis fabae* (Scopoli) comme proies de sept Coccinelles (*Adalia bipunctata* (L.), *Adalia decempunctata* (L.), *Adonia variegata* (Goeze), *Coccinella septempunctata* (L.), *Propylaea quatuordecimpunctata* (L.), *Semiadalia undecimnotata* (Schneider), *Synharmonia conglobata* (Linnaeus)) et il a trouvé beaucoup d'interrelations favorables entre le prédateur et la proie, mais aussi une proie *A. nerii* qui s'est révélée tout à fait défavorable pour quatre espèces de Coccinelles ; seule *A. variegata* peut se développer sur cette proie.

En Angleterre, c'est Blackman (1967*a*) qui a comparé sept pucerons comme proie de deux Coccinelles *C. septempunctata* et *A. bipunctata*. Pour la première Cocci-

nelle *A. sambuci* se confirme être une nourriture défavorable, bien que la mortalité larvaire ne soit pas totale, mais seulement égale à 50 p. 100. Pour *A. bipunctata*, c'est *Brevicoryne brassicae*, qui s'avère être très défavorable.

Des études analogues ont été effectuées par quelques auteurs japonais Okamoto (1966) et Hukusima et Kamei (1970) (tabl. 1).

TABLEAU 1

Proies défavorables des coccinelles (divers auteurs)

Coccinelles	Pucerons							
	Aphis craccivora	*Aphis nerii*	*Aphis sambuci*	*Aphis urticae*	*Aulac. magnoliae*	*Brachyc. cardui*	*Macros. artem.*	*Megoura viciae*
Adalia bipunctata L.				(+)				(+)
Adalia decempunctata L.								(+)
Coccinella septempunctata L.	+	(+)			(+)	(+)		
Harmonia axyridis	(+)							
Semiadalia undecimp. SCHN.	(+)						(+)	
Propylaea quatuordecimp. L.		(+)						
REFERENCES	HODEK 1962 TAKEDA 1964 OKAMOTO 1965 AZAM, Ali 1970	IPERTI 1965	HODEK 1956	IPERTI 1965	OKAMOTO 1965	IPERTI 1965	IPERTI 1965	DIXON 1958 BLACKMAN 1965

(+) Mortalité totale des larves.
\+ Seulement si *A. craccivora* se nourrit de *Glycridia* (Azam, Ali, 1970).

Les autres prédateurs aphidiphages sont également assez spécifiques, comme l'a démontré Canard (1973) chez *Chrysopa perla* ou Ruzicka (1975) chez *Metasyrphus corollae* L. Récemment c'est aussi un chercheur de Taiwan qui travaille activement dans ce domaine, M. Tao (1971) qui ayant examiné onze espèces de pucerons comme proies de treize espèces de coccinelles, a trouvé cinq pucerons défavorables dont 3 à l'égard de plusieurs coccinelles (tabl. 2). Un de ces pucerons a déjà été incriminé par Iperti. Il s'agit d'*A. nerii*. *Lipaphis erysimi*, au contraire, a été antérieurement signalé par Arwal et Sethi (1963) comme une proie essentielle plus nutritive pour *C. septempunctata* que les autres pucerons examinés (*Macrosiphum granarium* ou *Aphis gossypii*).

Une spécificité assez étroite des coccinelles aphidiphages vis-à-vis de leurs proies devient alors un phénomène qui repose sur des bases expérimentales assez nombreuses et donc ne fait plus aucun doute. Ce fait est déjà admis dans les trois derniers traités

TABLEAU 2. — *Proies défavorables des coccinelles de Taiwan (Tao, Chiu, 1971)*

	Pucerons										
	Toxoptera citricida	*Aphis nerii*	*Aphis spiraecola*	*Lipaphis erysimi*	*Akkaia taiwana*	*Hysteronura setariae*	*Ceratovacuna lanigera*	*Longiunguis sacchari*	*Aphis gossypii*	*Myzus persicae*	*Rhopalosiphum maidis*
Leis dimidiata	(+) 0	(+) A	D	(+) 0		D		D		D	
L. axydiris	(+)		D					D	D	D	
Coccinella septempunctata bruckii	(+)	(+) X	(D) 0	D	(+)	D			D	D	
C. octopunctata	(+)		D 0	(+) 0				D	D		
C. repanda	(+)	(+)	D 0	D 0				D	D	D	
Menochilus sexmaculatus	(+)	D 0	D! 0	(D)					D	D	
Lemnia swinhoei	D	D 0	D!	(+) 0					D!	D	
L. biplagiata	D	D 0	D	(+) 0					D!	D	D
Coelophora chinensis	D		(+)								
Propylaea japonica	D		D!	D					D!	D	
Synonycha grandis	(+)		(+)	(+)		(+)	D	D	(+)	(+)	
Scymnus frontalis quadripustulatus	D								D	D	
S. hoffmani	D								D	D	

(+) mortalité totale des larves,
(+) A mortalité totale des larves et adultes,
D développement possible,
D! proie optimum,
(D) proie moins favorable
× nulle oviposition,
0 oviposition réduite,
0 oviposition normale.

consacrés à la lutte biologique, dans celui de Coppel et Mertins paru en 1977 et celui de Huffaker et Messenger paru en 1976 et enfin dans le livre édité par Steiner sur la « Lutte intégrée en vergers ».

C'est à cause de leur importante sténophagie que les coccinelles nécessitent des études expérimentales détaillées pour connaître leurs proies essentielles et le niveau de leur adéquation. Les suppositions erronées, basées sur les simples observations de consommation d'une proie, peuvent coûter cher en lutte biologique. C'est bien illustré dans le cas cité par Hagen (Huffaker, Messenger, p. 95). Une coccinelle, *Harmonia* (Leis) *conformis* qui était supposée être aphidiphage, s'est récemment révélée comme étant psyllophage. Elle a été introduite avec succès depuis l'Australie à Hawaï par Beardsley pour limiter les pullulations du ravageur importé accidentellement, *Psylla uncatoides*. Au cours de cette recherche Beardsley a trouvé qu'*H. conformis* ne peut se développer sur les pucerons, bien qu'elle les mange. C'est la raison pour laquelle elle ne put contrôler les pucerons avec succès au début de notre siècle, quand elle fut introduite en vain à Hawaï contre ceux-ci.

Pour bien comprendre les différences qui existent entre les facteurs qui induisent la spécificité des divers insectes il me semble utile de comparer, dans les recherches de cette spécificité, le processus adopté par les phytophages et celui manifesté par les entomophages. Les niveaux où la décision de la spécificité s'effectue se situent différemment chez ces deux groupes écologiques d'insectes (fig. 2). Chez les phytophages

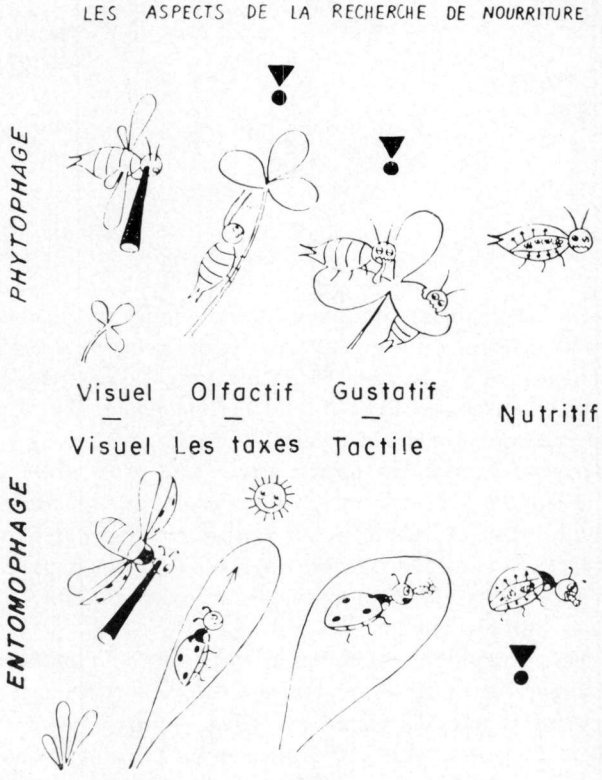


FIG. 2.

ce sont les aspects visuels et peut-être aussi olfactifs qui les amènent à rechercher des plantes-hôtes à distance ; ensuite seulement les aspects olfactifs et gustatifs deviennent importants. J'ai déjà eu l'occasion d'évoquer l'importance des substances secondaires (des allelochimiques) dans les décisions prises par les phytophages. Bien que les facteurs nutritifs jouent un certain rôle dans la spécificité des phytophages, ce sont les deux premiers aspects qui sont les plus importants. Chez les coccinelles — et chez des prédateurs voisins le rôle joué par les premiers éléments de la décision sur la spécificité est très restreint. Les aspects olfactifs et gustatifs de la spécificité semblent être complètement absents. Les coccinelles cherchent plutôt les plantes-hôtes qui supportent la proie au lieu de la proie elle-même et la localisation est réalisée assez probablement exclusivement par les stimulus visuels. Le déplacement des coccinelles sur les plantes est sous la dépendance de la phototaxie et de la géotaxie et elles rencontrent leurs proies par hasard. Au moment de la rencontre ce sont plutôt les stimulus tactiles qui rendent possible la discrimination réalisée entre les grands groupes de proies. Par exemple, les coccinelles aphidiphages n'attaquent pas les cochenilles, les coccinelles coccidiphages n'attrapent pas les pucerons, etc... D'après la supposition de Hagen dans Huffaker, Messenger (Ed.) (1976) ce sont les cires de la cuticule de la proie qui jouent un rôle important dans la décision prise par le prédateur qui cherche au hasard (fig. 3). Bien sûr, les pucerons recouverts d'une épaisse couverture de cire

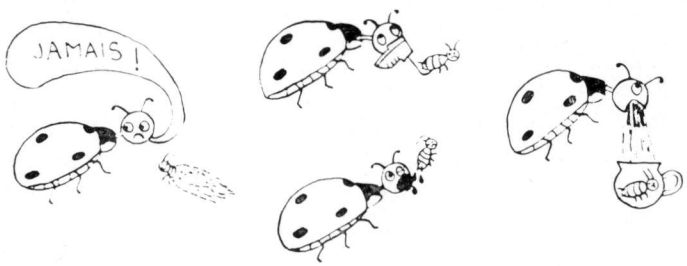


FIG. 3.

sont assez souvent refusés par les coccinelles aphidiphages, particulièrement par les espèces de petite taille. On a couramment observé des refus de *Brevicoryne brassicae* (Telenga et Bogunova, 1936 ; George, 1957) Blackman, 1965, 1967*a*, d'*Hyalopterus pruni* (Hawkes, 1920 ; Dixon, 1958) et d'*Eriosoma lanigerum*. Au contraire chez la grande coccinelle asiatique *Synonycha grandis*, qui est comme nous l'avons vu assez sténophage un puceron du type lanigère constitue une proie préférée (Tao, 1971). Au moment de la rencontre, le comportement de la proie reste bien sûr très important. Les pucerons ont une assez grande diversité de comportement décrite par plusieurs auteurs (Dixon, 1958) : depuis se laisser tomber sur le sol jusqu'à donner les coups de patte (Brown, 1974 ; Wratten, 1976) ou coller les organes buccaux du prédateur par les excrétats rejetés par les siphons.

Mais les coccinelles aphidiphages ne font pas la discrimination entre les pucerons favorables et les autres, elles ne peuvent même pas reconnaître les pucerons qui provoquent leurs vomissements au bout de 2 à 4 mn. C'est le cas de *Megoura viciae* observé par Dixon (1958) et Blackman (1965, 1967*a*) chez les Coccinelles du genre *Adalia*. L'incapacité des Coccinelles à faire la discrimination entre des pucerons favorables

et des pucerons défavorables ou même des proies toxiques a été prouvée par l'expérience dans laquelle les larves ne pouvaient éviter *M. viciae* lorsqu'on les mettait en mélange avec *A. pisum* ; toutes les larves sont mortes même si elles disposaient dans le mélange de neuf fois plus de pucerons favorables.

La plupart des nourritures défavorables ne provoquent pas de réponses négatives aussi rapidement que *M. viciae*. Les pucerons sont mangés, habituellement en quantité réduite et provoquent une mortalité des larves totale ou très élevée, et une fécondité nulle ou très diminuée (tabl. 3). Chez *A. sambuci* on a exclu la possibilité

TABLEAU 3

Effet d'une alternance de proies favorables (Aphis fabae) *et défavorables* (A. sambuci) *à l'égard des larves de* Coccinella septempunctata

	Proies ingérées		Durée de développement (en jours)		Mortalité (en p. 100)				Exemplaires
Stade larvaire	1-3	4	1-3	4	1-3	4	Nym.	Totale	n
	A. fabae	*A. fabae*	5,2	2,6	7,7	0	0	7,7	13
	A. fabae	*A. sambuci*	4,3	4,9	0	21,1	10,5	31,6	19
	A. samb.	*A. fabae*	7,0	4,2	5,9	6,3	12,5	23,5	17

que la quantité réduite de la proie dévorée s'avère si petite que la mortalité est causée par le jeûne. Si on donne la même quantité de pucerons qui constituent une proie essentielle par exemple *A. fabae* pour *C. septempunctata*, le développement est ralenti, mais la mortalité n'est pas élevée (Hodek, 1957*a*).

Il faut alors chercher d'autres raisons pour expliquer ces effets négatifs. Malheureusement on manque d'analyses chimiques sur les pucerons et d'autres données sur les substances nutritives de coccinelles, sauf sur *Coleomegilla maculata* qui est une espèce assez polyphage.

Pour expliquer la non-adéquation de la proie avalée par les coccinelles on dispose en principe de deux hypothèses. Il y a 10 ans que Blackman (1967*a*) a publié une supposition selon laquelle les pucerons qui produisent des effets négatifs manquent de certaines substances nutritives. Cette hypothèse est toujours acceptée par Hagen (1976) et semble être assez probable. Pourtant, on ne possède ni de données, ni de suppositions sur les substances qui peuvent manquer dans les pucerons défavorables. Il est possible aussi qu'il ne s'agisse que d'une mauvaise digestion ou d'une mauvaise transformation de certaines substances nutritives. J'ai formulé il y a un peu plus de 20 ans une autre hypothèse (Hodek, 1956) reprise deux ans plus tard par Dixon (1958) supposition à laquelle je tiens toujours. A mon avis, la non-adéquation serait due à la présence de substances plus ou moins toxiques qui sont transportées de la plante-hôte par l'intermédiaire des pucerons jusqu'à la coccinelle. Ce sont des substances secondaires, les produits allelochimiques de Fraenkel (1959) qui représentent l'essence de l'oligophagie des phytophages. Les pucerons comme tous les oligophages peuvent être assez bien adaptés à ces substances allelochimiques puisées dans leur plante-hôte. Le fait qu'*A. sambuci* inféodé à un arbuste *Sambucus nigra* soit défavorable vis-à-

vis de *C. septempunctata* (coccinelle inféodée à la strate des herbes) mais s'avère assez favorable pour *A. bipunctata* (coccinelle inféodée à la strate des arbustes et des arbres) indique la possibilité qu'une adaptation aux substances allelochimiques puisse également se développer chez les prédateurs qui les rencontrent assez fréquemment comme une proie éventuelle.

La présence des substances allelochimiques qui proviennent de plantes-hôtes comme cause de la non-adéquation des pucerons est étayée par les données d'Hukusima et de Kamei (1970) (fig. 4).

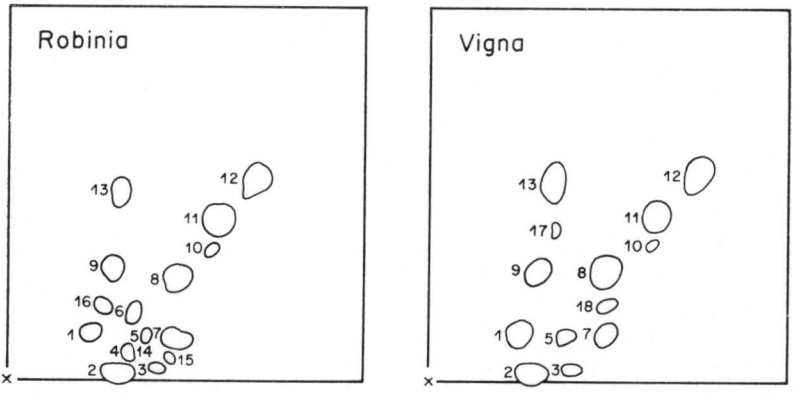


FIG. 4. — *Hukusima, Kamei,* 1970. Aphis craccivora *sur* Robinia *et* Vigna.

Two-dimensional thin layer chromatogram of ninhydrin positive compounds detected in *Aphis craccivora* collected on *Robinia-pseudo-Acacia* (left) and *Vigna Catiang* Endl. var. *sinensis* (right). First solvent : 80 p. 100 aqueous phenol ; second solvent : n-butanol, acetic acid and water (4 : 1 : 2). The spots that have been identified are : 1-lysine, 2-cystine, 3-aspartic acid, 4-glycide, 5-serine-6-arginine, 7-glutamic acid, 8-glutamine, 9-histidine, 10-tyrosine, 11-y-amino butyric acid, 12-leucine and/or isoleucine, and 13-proline. Spots 14-unknown 1, 15-unknown 2, 16-unknown 3, 17-unknown 4, and 18-unknown 5 were not identified.

Ils ont trouvé qu'à l'égard d'*Harmonia axyridis*, *A. craccivora* est défavorable quand on le récolte sur l'une des six plantes-hôtes possibles mais il s'avère favorable s'il est prélevé sur deux autres plantes-hôtes. Ils ont trouvé des différences de composition chimique du puceron, chez *A. craccivora* selon que la plante-hôte est favorable ou défavorable.

En dehors d'*A. sambuci* et d'*A. craccivora* on peut très probablement invoquer un mécanisme identique chez *A. nerii* prélevé sur *Nerium oleander* (Iperti, 1965, 1966, Tao, Chiu, 1971) chez *Aulacorthum magnoliae* récolté sur *Sambucus racemosa* (Okamoto, 1966), chez *Macrosiphum aconitum* provenant d'*Aconitum* qui contient un alcaloïde toxique l'aconitine et chez *Aphis citricidus* inféodé aux *Citrus* (Tao, Chiu, 1971) qui contiennent le monoterpenoïde citral, linalool et pinène (Bernays et Chapman, 1977). Par contre, Dixon et Coll. (1965) ont cherché en vain en effectuant des analyses de *M. viciae* les substances actives qui peuvent être responsables de l'intoxication observée chez *A. bipunctata* et chez *A. decempunctata* (Dixon, 1958 ; Blackman, 1965). Donc actuellement on se trouve en présence de deux hypothèses celle de Blackman et d'Hagen qui cherchent la raison de la non-adéquation dans l'absence de substances nutritives et la mienne qui la cherche dans la présence d'allelochimiques. Mais ces

deux hypothèses de la non-adéquation de la proie ingérée ne sont pas à mon avis en contradiction. Elles peuvent être interchangeables et expliquer les différents cas de ce phénomène qui ne doit pas être homogène.

En résumé, il est assez clair que chez les Coccinelles carnivores la spécificité finale vis-à-vis de la proie n'est décidée que dans la dernière phase des processus (fig. 2), après l'ingestion de la proie. C'est une phase qui a été assez longtemps ignorée chez les phytophages chez lesquels les décisions sur la spécificité interviennent de façon beaucoup plus marquée dans les phases précédentes. C'est cette différence du niveau où se décide la spécificité qui constitue la cause principale de la supposition de Balduf, (1935) sur la polyphagie des coccinelles aphidiphages. Et c'est aussi la raison pour laquelle les chercheurs qui travaillent sur des insectes entomophages ont commencé des études d'adéquation de la proie, à une époque où les spécialistes d'insectes phytophages concentraient leurs efforts sur l'adéquation de la plante-hôte. Il est dommage que nous n'ayons pas pu profiter de cette avance, au contraire, nos recherches dans ce domaine se situent maintenant à un niveau beaucoup moins élevé que celles poursuivies chez les phytophages. C'est pourquoi, je veux attirer l'attention sur la nécessité de développer plus intensivement les recherches dans le domaine de la nutrition, qui constitue maintenant le goulot d'étranglement qui freine le développement des diètes artificielles et l'utilisation rationnelle des prédateurs dans la protection des plantes contre les ravageurs.

Reçu pour publication en juillet 1978.

Références bibliographiques

ATALLAH Y. H., NEWSOM L. D., 1966. Ecological and nutritional studies on *Coleomegilla maculata* De Geer (*Coleoptera* : *Coccinellidae*). I. — The development of an artificial diet and a laboratory rearing technique. *J. econ. Ent.*, **59,** 1173-1179.

ATWAL A. S., SETHI S. L., 1963. Biochemical basis for the food preference of a predator beetle. *Curr. Sci.*, **32,** 511-512.

AZAM K. M., ALI M. H., 1970. A study of factors affecting the dissemination of the predatory beetle, *Coccinella septempunctata* L. Final. Techn. Rep. (F6-IN-249, A7-ENT-40). Dept. Ent., Andrha Pradish Agr. Univ., Rajendranagar, Hyderabad, India.

BALDUF W. V., 1935. The bionomics of entomophagous Coleoptera. (13. *Coccinellidae* — lady beetles.) 220 p., John S. Swift Co. Inc., Chicago, New York.

BERNAYS E. A., CHAPMAN R. F., 1977. Deterrent chemicals as a basis of oligophagy in *Locusta migratoria*. (L.). *Ecol. Entomol.*, **2,** 1-18.

BLACKMAN R. L., 1965. Studies on specificity in *Coccinellidae*. *Ann. appl. Biol.*, **56,** 336-338.

BLACKMAN R. L., 1967. The effects of different aphid foods on *Adalia bipunctata* L. and *Coccinella 7-punctata* L. *Ann. appl. Biol.*, **59,** 207-219.

BROWN H. D., 1974. Defensive behaviour of the wheat aphid, *Schizaphis graminum* (Rondani) (*Hemiptera* : *Aphididae*), against *Coccinellidae*. *J. Ent.* (A), **48,** 147-165.

CANARD M., 1973. Influence de l'alimentation sur le développement, la fécondité et la fertilité d'un prédateur aphidiphage : *Chrysopa perla* (L.) (*Neuroptera*, *Chrysopidae*). Thèse Doc. Etat, Toulouse, 547, 1-175.

COPPEL H. C., MERTINS J. W., 1977. Biological insect pest suppression. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 314 p.

DIXON A. F. G., 1958. The escape responses shown by certain aphids to the presence of the coccinellid *Adalia decempunctata* (L.). *Trans. R. ent. Soc. Lond.*, **110,** 319-334.

DIXON A. F. G., MARTIN-SMITH M., 1965. Constituents of *Megoura viciae* Buckton. *J. chem. Soc.*, 1965, 1562-1564.

FRAENKEL G., 1959. The raison d'être of secondary plant substances. *Science*, **129,** 1466-1470.

FRAENKEL G., 1969. Evaluation of our thoughts on secondary plant substances. *Ent. exp. appl.*, **12,** 473-486.

GEORGE K. S., 1957. Preliminary investigations of the biology and ecology of the parasites and predators of *Brevicoryne brassicae* (L.). *Bull. ent. Res.*, **48,** 619-629.

HAWKES O. A. M., 1920. Observations on the life history, biology and genetics of the lady-bird beetle, *Adalia bipunctata* (Mulsant). *Proc. zool. Soc. Lond.*, 1920, 475-490.

HODEK I., 1956. The influence of *Aphis sambuci* L. as prey of the ladybird beetle *Coccinella septempunctata* L. *Vest. Cs. spol. zool.*, **20,** 62-74 (in Czech, Engl. summ.).

HODEK I., 1957*a*. The influence of *Aphis sambuci* L. as food for *Coccinella 7-punctata* L. II. *Cas. Cs. spol. ent.*, **54,** 10-17 (in Czech, Engl. summ.).

HODEK I., 1957*b*. The larval food consumption of *Coccinella 7-punctata* L. *Zool. listy*, **6,** 3-11 (in Czech, Engl. summ.).

HODEK I., 1960. The influence of various aphid species as food for the lady-birds *Coccinella 7-punctata* L. Ontogeny of Insects (Acta Symp. Praha, 1959), 314-316.

HUFFAKER C. B., MESSENGER P. S., 1976. Theory and practice of biological control. Acad. Press, New York, London, 788 p.

HUKUSIMA S., KAMEI M., 1970. Effects of various species of aphids as food on development, fecundity and longevity of *Harmonia axyridis* Pallas (*Coleoptera* : *Coccinellidae*). *Res. Bull. Fac. Agric. Gifu Univ.*, **29,** 53-66.

IPERTI G., 1965. Contribution à l'étude de la spécificité chez les principales Coccinelles aphidiphages des Alpes-Maritimes et des Basses-Alpes. *Entomophaga*, **10,** 159-178.

IPERTI G., 1966. Comportement naturel des Coccinelles aphidiphages du Sud-Est de la France. Leur type de spécificité, leur action prédatrice sur *Aphis fabae* L. *Entomophaga*, **11,** 203-210.

MILAIRE H. G., BAGGIOLINI M., GRUYS P., STEINER H., 1976. Nützlinge in Apfelanlagen. *Einführ. Integr. PflSch.*, **3,** 242 p., Wageningen.

OKAMOTO H., 1966. Three problems of prey specificity of aphidophagous *Coccinellidae*. Ecol. Aphidoph. Insects (Proc. Symp. Liblice near Prague, 1965), 45-46.

PRUSZYNSKI S., LIPA J. J., 1970. Observations on life cycle and food specialization of *Adalia bipunctata* (L.) (*Coleoptera, Coccinellidae*). *Pr. nauk. inst. ochr. rosl.*, **12,** 99-116 (in Pol., Engl. summ.).

RUZICKA Z., 1975. The effects of various aphids as larval prey on the development of *Metasyrphus corollae*. *Entomophaga*, **20,** 393-402.

SCHILDER F. A., SCHILDER M., 1928. Die Nahrung der Coccinelliden und ihre Beziehung zur Verwandtschaft der Arten. *Arb. biol. Reichsanst. Land- Forstw.*, 16, 213-282.

SMITH B. S., 1965. Effects of food on the longevity, fecundity and development of adult coccinellids. *Can. Ent.*, **97,** 910-919.

TAO C. C., CHIU S. C., 1971. Biological control of citrus, vegetables and tobacco aphids. *Spec. Publ. Taiwan Agr. Res. Inst.*, **10,** 1-110.

TELENGA N. A., BOGUNOVA M. V., 1936. The most important predators of coccids and aphids in the Ussuri region of Far East and their utilisation. *Zashch. Rast.*, 1936 (10), 75-87 (in Russian).

WRATTEN S. D., 1976. Searching by *Adalia bipunctata* (L.) (*Coleoptera* : *Coccinellidae*) and escape behaviour of its aphid and cicadellid prey on lime (*Tilia* × *vulgaris* Hayne). *Ecol. Entomol.*, **1,** 139-142.

Ann. Zool. Écol. anim., 1978, **10** (3), 433-439.

L'adéquation trophique : moyens d'étude

A. FERRAN

Station de Zoologie et de lutte biologique
INRA, 06602 Antibes

Au cours de ces derniers mois, j'ai étudié les relations trophiques au niveau d'un couple constitué par une coccinelle et un puceron soit *Semiadalia undecimnotata* Schn. et *Myzus persicae* Sulz. Cette espèce aphidienne constitue une nourriture convenable au sens de Hodek puisqu'elle assure le développement et la reproduction de cet auxiliaire.

Chez les larves de la coccinelle, j'ai observé le comportement de prise alimentaire et j'ai étudié les variations, en fonction des conditions abiotiques et biotiques du milieu, d'un certain nombre de paramètres larvaires parmi lesquels on peut citer :

— le gain de poids par stade ;
— la consommation alimentaire par stade ;
— le rendement alimentaire par stade.

Les principaux résultats obtenus font l'objet de ce travail ; certains d'entre eux peuvent être utilisés, pour préciser la notion d'adéquation trophique.

1. — *Le comportement de prise alimentaire*

Comme chez la plupart des coccinelles, le comportement alimentaire des larves de cette espèce présente deux phases successives : *l'exodigestion* de la proie et la *consommation* de la dépouille restante.

Au cours de l'exodigestion, la larve injecte dans le puceron des sucs digestifs puis en absorbe le contenu, ce qui se traduit visuellement par des variations régulières du volume de la proie. Lorsque *S. 11 notata* est mise en présence de femelles aptères du puceron *M. persicae*, l'exodigestion se produit à tous les stades larvaires. La consommation de la dépouille qui apparaît au cours du troisième stade devient générale chez les larves âgées (larves de quatrième stade).

Toute modification de ce comportement de prise alimentaire peut conduire à des troubles de l'ingestion et se traduire finalement par l'altération des aptitudes biologiques du prédateur. Ainsi Blackman (1965) a montré que l'inadéquation du puceron *A. fabae* pour la coccinelle *Adalia bipunctata* L. provient du fait que les larves n'ont pas une phase d'exodigestion active. De même d'autres auteurs ont supposé que le manque de souplesse du tégument de la proie peut provoquer un mauvais fonctionnement de la pompe œsophagienne des larves les plaçant ainsi dans des conditions de sous-alimentation.

Ces exemples montrent que l'observation du comportement alimentaire permet d'effectuer un premier examen en ce qui concerne les causes de l'inadéquation d'un puceron pour une coccinelle.

Il existe un critère simple qui permet d'estimer le bon déroulement de ce comportement et qui est peu utilisé. Il s'agit du pourcentage d'utilisation de la proie. Il correspond au rapport multiplié par cent entre la quantité (en mg) d'aliment qu'une coccinelle prélève dans une proie donnée et le poids initial (en mg) de cette dernière. Il est obtenu facilement par une expérience de bilan alimentaire chez S. 11 *notata* nourrie à l'aide de femelles aptères de *M. persicae* ; il vaut, dans l'ordre chronologique des stades, 67, 83, 95 et 97 p. 100. Il aurait pu permettre à Blackman de chiffrer l'inadéquation d'*A. fabae* pour *A. bipunctata*.

2. — *Modifications des relations trophiques en fonction des conditions du milieu*

L'adéquation d'un puceron pour une coccinelle dépend de 4 facteurs :

— la quantité ingérée à partir d'un hôte ;
— le nombre de proies consommées ;
— la valeur alimentaire du puceron ;
— les caractéristiques physiologiques et nutritionnelles de la coccinelle.

Les deux premiers facteurs peuvent être estimés à l'aide d'une méthode de mesure de la consommation alimentaire. Les deux autres facteurs peuvent être appréciés soit par le gain de poids qui correspond à la différence entre le poids maximum atteint au cours d'un stade et le poids initial enregistré dès la fin de la mue précédente, soit par le rendement alimentaire qui est le rapport entre le gain de poids et la quantité consommée correspondante.

Nous avons soumis des larves à des conditions variables de milieu et nous avons mesuré pour chaque stade larvaire ou pour un stade déterminé, en général le dernier, les variations du gain de poids, de la consommation et du rendement alimentaire.

1re *expérience : l'élevage des larves en conditions biotiques et abiotiques constantes c'est-à-dire en laboratoire*

Cette expérience a été réalisée en partant de jeunes larves (L1) qui viennent d'éclore et a été poursuivie sans interruption jusqu'à la nymphose. Chaque individu, élevé isolement, a reçu deux fois par jour un nombre et un poids déterminé de femelles aptères du puceron *M. persicae*.

Ce nombre de proies a été choisi de façon à être toujours supérieur aux besoins des larves. A l'issue de chaque intervalle de temps un bilan alimentaire nous a permis de calculer la consommation correspondante. La pesée de larves au début et à la fin de chaque séquence, nous a donné le gain de poids correspondant. A partir de ces valeurs bi-quotidiennes il nous a été possible de calculer la valeur de ces critères pour chaque stade.

Les principaux résultats sont indiqués dans le tableau 1 suivant. A ce propos on doit signaler :

— le gain de poids important des larves de dernier stade ;
— la consommation importante des larves de quatrième stade qui représente 80 p. 100 de la consommation larvaire totale déjà signalée par certains auteurs ;

TABLEAU 1

L'alimentation des larves de S. undecimnotata *à chaque stade larvaire*

Critères		Conditions de laboratoire	Conditions naturelles	Différence (seuil 5 p. 100)
Gain de poids (en mg)	L_1	0,460 ± 0,039	0,507 ± 0,023	S
	L_2	1,393 ± 0,323	1,523 ± 0,074	S
	L_3	4,393 ± 0,323	5,571 ± 0,296	S
	L_4	24,649 ± 1,178	25,896 ± 1,178	NS
Consommation par stade (en mg)	L_1	1,100 ± 0,106	1,292 ± 0,080	S
	L_2	3,165 ± 0,270	3,411 ± 0,163	S
	L_3	11,449 ± 0,693	12,910 ± 0,851	S
	L_4	73,701 ± 3,320	76,751 ± 3,787	NS
Rendement alimentaire par stade	L_1	42,600 ± 6,91	39,760 ± 5,01	NS
	L_2	44,331 ± 6,34	45,588 ± 3,403	NS
	L_3	43,190 ± 4,82	43,350 ± 4,17	NS
	L_4	33,520 ± 2,883	32,600 ± 2,71	NS

— et le rendement plus faible chez les larves du quatrième stade, mis en évidence chez *Coleomegilla maculata* (Smith).

La consommation alimentaire biquotidienne peut être transformée en consommation biquotidienne cumulée, il suffit pour cela d'ajouter à la consommation d'un intervalle de temps donné, les consommations qui correspondent à tous les intervalles antérieurs. L'application de cette transformation nous a permis de montrer que pour chaque stade larvaire, il existe une relation linéaire entre la consommation cumulée et le poids moyen correspondant des larves. Ces relations sont * :

— pour le premier stade : $C = 2{,}369\ Pi - 0{,}375$
— pour le deuxième stade : $C = 2{,}213\ Pi - 1{,}168$
— pour le troisième stade : $C = 2{,}260\ Pi - 4{,}950$
— pour le quatrième stade : $C = 3{,}180\ Pi - 27{,}82$.

Ce type de relation implique qu'en conditions de laboratoire, il existe, au niveau de chaque stade, un rapport constant entre la consommation et le poids, ce rapport étant égal à la pente de la droite.

2e *expérience : l'élevage des larves en conditions abiotiques variables et en conditions biotiques fixées*

Nous avons réalisé une expérience identique à la précédente d'un point de vue protocole expérimental et des conditions trophiques. La seule particularité réside dans le fait que les larves du deuxième essai ont été maintenues à l'extérieur, à un moment où, dans les conditions naturelles, cette coccinelle se multiplie, c'est-à-dire fin mai, courant du mois de juin.

* Pour chaque stade ces relations ne sont valables que dans l'intervalle de poids compris entre le poids à la mue et le poids maximum atteint qui correspond à la cessation de la prise alimentaire.

Les résultats contenus dans le tableau 2, une fois précisées les conditions thermiques, permettent à la fois, de comparer entre les différents stades larvaires :

— les poids enregistrés ;
— leur consommation ;
— et leur rendement alimentaire.

TABLEAU 2

Equation reliant la consommation alimentaire des larves de S. undecimnotata *et leur poids, à chaque stade*

Stade	Conditions de laboratoire	Conditions naturelles
L_1	C = 2,369 P — 0,375	C = 2,808 P — 0,595
L_2	C = 2,213 P — 1,168	C = 2,156 P — 1,309
L_3	C = 2,260 P — 4,950	C = 2,283 P — 4,448
L_4	C = 3,180 P — 27,82	C = 2,944 P — 22,617

De la même façon, on a pu trouver les droites de corrélation (tabl. 2) correspondantes pour les confronter.

En conclusion, on peut dire que quelles que soient les conditions abiotiques du milieu, le rendement alimentaire moyen par stade (ou son inverse le rapport c/p) demeure sensiblement constant.

3e *expérience : élevage des larves à trois températures différentes*

Pour confirmer le résultat précédent et mettre en évidence l'effet particulier de la température, nous avons élevé des larves de derniers stades réparties en trois lots à trois températures différentes, 15 °C, 20 °C, et 27 °C.

Les modalités expérimentales sont identiques à celle des essais précédents.

Les résultats obtenus indiquent que (voir tabl. 3) :

TABLEAU 3

Influence de la température sur l'alimentation des larves de S. undecimnotata

Critères	Températures		
	15 °C	20 °C	27 °C
Gain de poids (en mg)	25,322 ± 0,847	26,856 ± 1,111	22,065 ± 0,690
Consommation totale (en mg)	81,213 ± 3,501	87,322 ± 3,832	68,538 ± 2,248
Rendement alimentaire	31,285 ± 0,970	30,903 ± 3,104	32,378 ± 3,435
Relations linéaires .	C = 3,244 P — 29,229	C = 3,208 P — 30,839	C = 3,203 P — 27,170

— 15 °C est une température limitée ;

— le gain de poids maximum s'obtient à la température de 20 °C et celui minimum à 27 °C ;

— la consommation maximum s'observe à 20 °C, qui se trouve dans la zone thermique optimale de cette espèce ;

— le rendement moyen et le rapport c/p sont constants.

Cette expérience prouve que le rapport c/p est bien indépendant des conditions abiotiques, densité en proies.

4e *expérience : l'élevage des larves en présence d'un nombre variable de proies*

Des larves de dernier stade élevées isolément ont été réparties en cinq lots distincts. Les individus de chaque lot ont reçu pendant toute la durée du stade un nombre déterminé de pucerons soit 2, 5, 10, 20, ou 40 pucerons par demi-journée. Les autres conditions sont identiques.

Les résultats enregistrés montrent que (voir tabl. 4) :

TABLEAU 4

Influence de la densité de proie sur l'alimentation des larves de S. undecimnotata

Nombre de proies par 1/2 journée	Critères		
	Gain de poids (en mg)	C. alimentaire (en mg)	Rendement
2	6,568 ± 0,800	42,843 ± 9,173	16,288 ± 4,435
5	10,616 ± 0,605	37,747 ± 0,855	28,531 ± 1,164
10	15,297 ± 0,792	49,410 ± 2,030	31,387 ± 2,083
20	23,527 ± 0,853	65,967 ± 2,172	35,733 ± 1,025
40	25,883 ± 0,943	81,250 ± 2,895	32,134 ± 0,978

— Le gain de poids augmente avec la densité en proie et se stabilise aux deux dernières valeurs de ce facteur abiotique.

A une faible densité de proie la survie est très longue (3 semaines) mais la croissance pondérale demeure faible, de plus, on n'obtient pas d'adulte. Pour toutes les autres densités on obtient des adultes.

— La consommation alimentaire évolue dans le même sens que le gain de poids, mais la différence notée entre les deux dernières densités s'avère plus forte.

— Pour un gain de poids d'environ 2 mg correspond une consommation alimentaire sensiblement équivalente à 16 mg.

Lorsqu'on donne quarante pucerons par jour le gaspillage augmente.

A toutes les densités (jusqu'à cinq pucerons fournis) en général, chaque puceron

est totalement ingéré. A quarante pucerons, le nombre de pucerons consommé est plus grand, mais le nombre de dépouilles restant dans les boîtes est plus important.

— Le rendement alimentaire maximum observé se situe à vingt pucerons fournis par demi-journée.

Si l'on fait exception de la densité « deux pucerons », les moyennes obtenues pour les quatre autres densités sont des valeurs qui peuvent se trouver dans un échantillon de larves élevées en conditions constantes. Ceci permet de supposer que l'influence de la densité sur le rapport c/p n'est pas très marquée.

Conclusions

Le rapport c/p est indépendant des conditions abiotiques. Dans l'état actuel des recherches que je poursuis, on peut penser que, si l'on fixe un certain nombre de conditions biotiques, le rapport consommation-poids constitue au niveau des larves de coccinelles aphidiphages une bonne représentation numérique des relations trophiques proie-prédateur et qu'il peut être utilisé comme critère pour comparer différentes espèces aphidiennes.

L'observation du comportement alimentaire, l'emploi de nouveaux critères pour le quantifier, la réalisation de bilans trophiques semblables à celui décrit dans ce travail constituent un enchaînement qui peut être utilisé pour étudier les problèmes de la spécificité alimentaire.

Reçu pour publication en juillet 1978.

Références bibliographiques

ALI M., 1971. The effect of temperature and photoperiod on the behaviour and development of *Subcoccinella vigintiquatuor punctata* L. (Col. *Coccinellidae*). *Acta Phyt. acad. Sc. Hung.*, **6** (1-4), 185-189.

ALI M., 1973. Influence of photoperiod and temperature on the food consumption of the alfalfa beetle *Subcoccinella vigintiquatuorpunctata* L. (Col. *Coccinellidae*). *Acta. phyt. Acad. Sc. Hung*, **8** (1-2), 207-215.

BLACKMAN R. L., 1967. The effect of different aphid food on *Adalia bipunctata* and *Coccinella 7 punctata* L. *Ann. appl. Biol.*, **50,** 207-219.

DAVIDSON J., 1944. On the relationship between temperature and rate of development of insects at constant temperatures. *J. anim. Ecol.*, **13,** 26-38.

DIMETRY N. Z., 1976. The role of predator and prey density as factors affecting behavioural and biological aspects of *Adalia bipunctata* larvae. *Z. Angew. Entomol.*, **81,** 4, 386-392.

DUNN J. A., 1951. The effect of temperature on the pea aphid ladybird relationship. *Brit. Soc. Promotion veget. Res, Annu. Rep.* 21-23.

FERRAN A., LARROQUE M. M., 1977. Etude des relations hôte-prédateur : la consommation et l'utilisation d'un puceron, *Myzus persicae* Sulz. par les différents stades larvaires de la Coccinelle *Semiadalia undecimnotata* Schn. (Col. *Coccinellidae*). *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **9,** 4, 655-691.

FERRAN A., LARROQUE M. M., 1977. Sur une possibilité d'estimer l'action prédatrice des larves de la coccinelle aphidiphage *Semiadalia 11 notata* Schn. (Col. *Coccinellidae*) grâce à la connaissance de leur évolution pondérale. *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, **9,** 4, 693-704.

HAMALAINEN M., *et al.*, 1975. Fecundity and larval voracity of four lady beetle species (Col. *Coccinellidae*). *Ann. Entomol. Fenn.*, **41,** 124-127.

HODEK I., 1958. Influence of temperature relative humidity and photoperiodicity on the speed of development of *Coccinella septempunctata* L. *Acta Soc. Entomol. Cechosloveniae*, **56,** 2, 121-141.

MALYK M. R., ROBINSON A. G., 1971. A study of the voracity, fecundity and development rates of some common lady beetle predators of aphids on cereal crops in Manitoba. *Manitoba Entomol.*, **5,** 89-91.

SETHI S. L., ATWAL A. S., 1964. Influence of temperature and humidity on the development of different stages of lady-bird beetle, *Coccinella septempunctata* L. (Col. *Coccinellidae*). *Indian J. Agric. Sci.*, **34,** 166-170.

SMITH B. C., 1965. Differences in *Anatis mali* Auct. and *Coleomegilla maculata lengi* Timb. to changes in the quality and quantity of the larval food (Col. *Coccinellidae*). *Can. Entomol.*, **97,** 1159-1166.

SMITH B. C., 1966. Effects of food quality and age on the larval activities of *Anatis mali* Auct. *Can. J. Zool.*, **44,** 251-255.

STORCH R. H., 1976. Prey predation by fourth stade *Coccinella transversaguttata* larvae (Col. *Coccinellidae*). *Anim. Behav.*, **24,** 690-693.

Ann. Zool. Écol. anim., 1978, **10** (3), 441-442.

Modulation du taux de polyembryonie d'*Ageniaspis fuscicollis* Dalm. (Hyménoptère, *Encyrtidae*) selon les hôtes adoptés pour son développement

Jean Pierre NENON

Laboratoire de Zoologie, U.E.R. Sciences, B. P. 347 F., 51062 Reims Cedex

Le taux de polyembryonie de l'entomophage *Ageniaspis fuscicollis* subit d'importantes variations, selon les années, chez le même hôte parasité appartenant au genre *Hyponomeuta* (Lépidoptères).

Afin d'apprécier l'influence que pourrait exercer la température sur le processus de multiplication asexuée du Chalcidien, des échantillons d'*Hyponomeuta cognatellus* et *H. malinellus* appartenant à des populations parasitées, ont été exposés aux températures de + 7 °C et + 25 °C au cours des stades II et III des chenilles correspondant à un état connu d'ontogenèses du parasite.

Il ressort des résultats obtenus que la phase de la polyembryonie sensible à ces températures concerne essentiellement la multiplication des morulas. Le froid inhibe momentanément ou définitivement, selon les hôtes, leur potentialité de clivage. La chaleur apparaît comme un facteur favorable de multiplication des germes moruliformes. Toutefois, les variations expérimentales du taux de polyembryonie d'*Ageniaspis fuscicollis* diffèrent notablement selon les hôtes considérés en relation avec l'éthologie larvaire de deux espèces d'Hyponomeutes.

Dans le cas d'un rythme thermopériodique expérimental quotidien de développement à 7° et + 25 °, les chenilles d'*Hyponomeuta cognatellus* livrent des structures polygerminales renfermant jusqu'à deux cent quatre vingt-six individus alors qu'en conditions naturelles de développement, le taux de polyembryonie ne dépasse pas cent dix individus.

Il est probable que l'activation des clivages des morulas (qui jouent un rôle déterminant dans le nombre d'insectes naissant d'un seul œuf) par l'alternance de basses et de hautes températures ne peut être induite qu'au cours d'une période extrêmement brève et que ce processus est sous la dépendance de facteurs liés à l'hôte.

Dans les conditions de « polyembryonie expérimentale » décrites, l'augmentation du nombre d'Encyrtidés par hôte parasité, se révèle très importante si une évolution brutale de températures accompagne le début de scission des morulas.

Bien que ces résultats ne puissent être extrapolés qu'avec une nécessaire prudence au développement naturel, cette constatation peut expliquer, en partie, les variations annuelles du taux de polyembryonie d'*Ageniaspis fuscicollis* observées chez 4 espèces d'*Hyponomeuta* : *H. malinellus*, *H. cognatellus*, *H. padellus* et *H. mahalebellus*.

Afin d'apprécier les éventuelles variations du taux de polyembryonie du Chalcidien au cours de deux générations successives obtenues sur deux espèces-hôtes différentes, des substitutions d'hôtes ont été réalisées entre *Hyponomeutinae* d'une part et *Hyponomeutinae* et *Acrolepinae* d'autre part en utilisant l'écotype méditerranéen *Ageniaspis fuscicollis praysincola*, parasitoïde naturel de *Prays oleae*, élevé au laboratoire sur *Acrolepia assectella* se développant lui-même sur milieu artificiel gélosé.

Le parasitoïde adapte son rythme de développement à celui des hôtes qu'il accepte ; le voltinisme de l'hôte détermine très strictement celui de l'entomophage. On constate une relation entre le volume des hôtes acceptés et le taux de polyembryonie du Chalcidien ; ainsi, celui d'*Ageniaspis fuscicollis praysincola* passe de cent quarante cinq individus chez *Acrolepia* à cent sept individus chez *Hyponomeuta malinellus*. Inversement, le taux de polyembryonie se situe en moyenne chez *Hyponomeuta cognatellus* à 75,9 individus.

Conclusion

Ces deux séries d'expériences montrent que le taux de polyembryonie d'*Ageniaspis fuscicollis* n'est pas un caractère spécifique et conduisent à remplacer la notion de « polyembryonie spécifique » définie par Marchal par celle de « polyembryonie modulée » qui constitue un des nombreux facteurs de modification du potentiel biotique théorique de cet entomophage polyembryonnaire.

Reçu pour publication en juillet 1978.

Références bibliographiques

NENON J. P., 1975. Influence de volume de différents hôtes sur le taux de polyembryonie d'*Ageniaspis fuscicollis Hymenoptera, Chalcidoidea*. *Bull. Soc. Zool. France*, **100**, 4, 561-573.

NENON J. P., 1976. Variations du taux de polyembryonie du parasitoïde *Ageniaspis fuscicollis* Dalm. (*Hyménoptère, Encyrtidé*) selon la température de développement de ses hôtes. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **8** (2), 161-175.

Ann. Zool. Écol. Anim., 1978, **10** (3), 443-448.

Resistance of *Apanteles glomeratus* eggs to the encapsulation reaction by their habitual host *Pieris rapae crucivora*

H. KITANO * and N. NAKATSUJI

Department of Zoology, Kyoto University Sakyo-Ku, Kyoto 606 Japon

Encapsulation reaction is an accepted phenomenon as one of the defence reactions of the host insect to the invasion of unusual internal metazoan parasites. However, the hemocytes of the host do not evoke the encapsulation reaction to eggs of the usual parasitoids.

There is a failure of discriminating « not self » from the « self » on the part of the host.

What is the nature of adaptation that allows the parasitoids eggs to inhibit the encapsulation reactions of the habitual host.

Two main hypotheses have been put forward to explain how hymenopterous parasitoids protect their eggs from the encapsulation reaction by their host : One hypothesis states that calyx fluid particles coating the surface of the egg (Rotheram, 1967, 1973*a*, *b* ; Salt, 1968, 1973) or being injected into the host together with eggs as the time of oviposition of the wasp (Vinson, 1972, 1974) play an important role in protecting parasitoids in the host. The alternative hypothesis, on the other hand, suggests that eggs of certain parasitoids produce substances that actively inhibit or interfere encapsulation process by the hosts (Nappi, 1975). We have also been in favor of the latter hypothesis in the case of the resistance of eggs of a gregarious parasitoid, *Apanteles glomeratus*, against encapsulation reaction by its habitual host, *Pieris rapae crucivora* (Kitano, 1969*b* ; 1974).

The present report deals with the additional data for our hypothesis. The work was conducted along the following two lines : (1) Morphological studies on calyx fluid particles of *A. glomeratus* and (2) the relationship between calyx fluid particles and encapsulation reaction by the host.

1) The calyx fluid in the lateral oviduct of the parasitoid contained ellipsoid particles of ca 130 $\times$ 200 mm. Each of the particles contained two to ten electron dense cores 32 mm in diameter and 60 to 80 nm length.

* Dans l'équipe du Dr Y. Carton, laboratoire de Biologie et Génétique évolutives, C.N.R.S. 91190 Gif sur Yvette France de mai 1977 à février 1978.

TABLE 1

Degree of encapsulation as effected by Pieris crucivora *at three different larval stages and with different number of parasitoid eggs laid*

Days after parasitism	Instar of host parasitized	Total No. eggs deposited /host	No. host parasitized	No. parasitoids fully encapsulated		No. parasitoids non encapsulated		p. 100 encapsulated
				E	L	E	L	
		1	11	0	6	0	5	54.5
		2	12	0	4	0	20	16.7
		3	14	0	11	0	31	26.2
		4	13	0	15	0	37	28.8
5	Late 2nd	5	4	0	0	0	20	0
		6	12	2	2	0	68	5.6
		7	2	0	0	0	14	0
		9	5	0	0	0	45	0
		10	1	0	0	0	10	0
		11	3	0	0	0	33	0
		1	3	0	3	0	0	100
		2	9	0	15	0	3	83.3
		3	3	0	6	0	3	66.7
		4	3	0	4	0	8	33.3
		5	2	0	5	0	5	50.0
10 **	Late 2nd	6	4	0	13	0	11	54.2
		7	3	0	10	0	11	47.6
		9	2	0	0	0	18	0
		10	1	0	0	0	10	0
		11	1	0	0	0	11	0
		13	1	0	0	0	13	0
		17	2	0	0	0	34	0
		1	2	0	2	0	0	100
		2	1	0	2	0	0	100
		3	4	1	5	0	6	50.0
5	Late 4th	5	4	0	0	0	20	0
		8	1	0	0	0	8	0
		12	1	0	0	0	12	0
		15	1	0	0	0	15	0
		17	1	0	0	0	17	0
		1	4	2	2	0	0	100
		2	3	4	2	0	0	100
		3	4	4	5	0	3	75.0
		4	2	8	0	0	0	100
		5	2	0	3	0	7	30.0
		7	2	1	3	0	10	28.6
5	Early 5th	11	1	1	1	0	9	18.2
		14	1	0	9	0	5	64.4
		16	1	1	5	0	10	37.5
		17	1	2	3	0	12	29.4
		18	1	0	2	0	16	11.1
		21	3	0	5	0	58	7.9
		24	2	0	0	0	48	0

* Host larvae parasitized were kept on diet of cabbage leaves at 25 °C, at which temperature most of the parasitoid eggs hatch in 3.5 $\pm$ 0.5 days.

** At day 10 most of the parasitoid larvae emerged from the host. E = egg ; L = 1st, instar larva immediately after hatching.

From our morphological observations, these cores could be assumed to be cylinders with lids as both ends electron dense amorphous material in the center.

At the time of oviposition these calyx fluid particles are injected by the parasitoid into the host. They were not observed on the surface of the egg laid in the host, mainly attached to the surface of tissue cells.

2) For clarifying the relationship between calyx fluid particles and encapsulation reaction by the host, two types of experiments were conducted : Oviposition experiments were undertaken to know whether the number of eggs laid by the wasp affected the degree of encapsulation, and injection experiments were carried out to examine whether the encapsulation reaction occurred with eggs injected into the host with or without calyx fluid. The latter experiments should also give us information of the effect of developmental stages of the parasitoid eggs or larvae on the degree of encapsulation by the host.

Oviposition experiments indicated that the occurrence of haemocytic defence reactions of the late 2nd instar larvae of the *Pieris rapae crucivora* against 1st instar larvae of the parasitoid increased with a decreasing number of the parasitoid eggs introduced into a host, and that more than five to nine parasitoid eggs were needed for suppressing the ability of the host to encapsulate its parasitoid larvae immediately after hatching (table 1).

The results of our oviposition experiments showed that defence reactions of late 2nd instar host larvae against 1st instar parasitoid larvae increased with a decreasing number of the parasitoid eggs per host. They further suggested that more than five eggs were needed for suppressing the ability of the host to encapsulate its

TABLE 2

Degree of encapsultation of Apanteles *eggs taken from the egg reservoirs and injected into the haemocoel of 2nd — or 4th instar* Pieris *larvae*
Encapsulation was examined at 24 hrs after injection

Host No. *	Total No. of eggs injected	No. of eggs fully encapsulated	No. of eggs non encapsulated	p. 100 encapsulated
		Late 2nd instar		
1	1	1	0	100
2	2	0	2	0
3	2	0	2	0
4	2	2	0	100
5	6	1	5	16.6
		Late 4th instar		
6	5	1	4	20.0
7	9	9	0	100
8	11	11	0	100
9	13	3	10	23.0
10	15	10	5	66.6
11	20	20	0	100
12	30	30	0	100

* Arranged in ascending order of the number of eggs injected.

parasitoids larvae immediately after hatching. *A. glomeratus* is a gregarious parasitoid and usually deposits about twenty four eggs per attack on a late 2nd instar larva of *P. rapae crucivora* (Kusano and Kitano, 1974). From our result it can be assumed that the gregarious habit of the parasitoid should be an important condition for parasitism by providing a resistance of 1st instar parasitoid larvae in the host.

In injection experiments, when eggs with calyx fluid obtained from egg reservoir were injected into the host, they were found to be encapsulated 1 to 2 days after the injection (table 2). They could not start their embryonic development. When calyx fluid-free 3 hours old eggs were injected in a number of more than five eggs into a 5th instar larva of *Pieris*, 58 p. 100 of 31 eggs injected had normally hatched without evoking encapsulation reactions by the host (table 3).

TABLE 3

Correlation between the degree of encapsulation and the number of 3-hr-old Apanteles *eggs injected into early 5th-instar host larvae* *
The degree of encapsulation was examined at 5 days after the injection of parasitoid eggs

Total no. of eggs transferred/host	No. of host injected	No. of parasitoids fully encapsulated		No. of parasitoids non encapsulated		p. 100 encapsulated
		E	L	E	L	
1	11	1	10	0	0	100
2	9	3	9	0	6	66.7
3	7	3	11	1	6	66.7
4	6	8	5	0	11	54.2
5	1	0	1	0	4	20.0
6	2	0	6	0	6	50.0
7	2	3	3	0	8	42.9

E = eggs ; L = 1st instar larva.

* Experimental host larvae were kept on diet of cabbage leaves at 25 °C, at which temperature most of the parasitoid eggs hatch in 3.× ± 0.5 days.

Both electron microscopic observations of parasitoid eggs in the host hemocoel and the experimental results suggest that a substance or substances possibly secreted by the parasitoid eggs into the haemolymph of the host might be involved in protecting eggs and 1st instar larvae of the parasitoid from the encapsulation reactions by the host. The amount of such a substance (or substances) would increase with increasing number of parasitoid eggs deposited. When the parasitoid attacked late 2nd instar larvae of *Pieris*, the amount of the encapsulation-inhibiting substance(s) secreted from more than nine eggs would be enough for establishing effective parasitization (table 4). In our injection experiments presented in table 4, when calyx fluid-free eggs or 1st instar larvae were injected into *Pieris* larvae, higher degree of encapsulation was encountered with 4 days old parasitoid eggs and 1st instar parasitoid larvae rather than with eggs at earlier stages. The results might well be explained by assuming a higher ability in producing encapsulation-inhibiting substance(s) in eggs at earlier stages.

However, as reported by Vinson (1972) in *Cardiochiles nigriceps*, the possibility

TABLE 4

Fate of Apanteles *eggs or larvae * injected into the haemocoel of early 5th-instar larvae ** of* Pieris rapae crucivora *as examined at 3 days after injection*

Stage of parasitoids transferred	Total No. parasitoids transferred	p. 100 parasitoids fully encapsulated			p. 100 parasitoids non encapsulated		
		E_1	E_2	L	E_1	E_2	L
3-hr old eggs	75	12.0	0	4.0	10.7	37.3	36.0
Two days after deposition (blastoderm completed, but incipient serosa not formed)..	20	10.0	0	0	5.0	60.0	25.0
Three days after deposition (serosa completed, but incipient stomodaeum not formed)	11	—	0	36.4	—	0	63.0
Four days after deposition (immediately before hatching) ..	23	—	8.7	78.3	—	—	13.0
1st instar larvae (immediately after hatching)	23	—	—	95.7	—	—	4.3

E_1 = eggs (embryogenesis was not completed) ;
E_2 = eggs (embryogenesis was completed but not hatched) ;
L = 1st instar larvae.
* Five to 6 parasitoids were injected into one host larva.
** Experimental host larvae were kept on diet of cabbage leaves at 25 °C.

could not completely be eliminated that the calyx fluid might be involved to a certain extent in avoiding encapsulation reactions even with *A. glomeratus* at the stage of 1st instar larvae.

The ideas that the cores of calyx fluid particles might be nucleocapsids of virus-like organisms (Stoltz *et al.*, 1976) and that such microorganisms (calyx fluid particles) might interfere with the encapsulation capacity of the host haemocytes could be taken as a novel explanation of the resistant strategy of hymenopterous parasitoids against cellular defence reaction of their hosts. However, for accepting, this hypothesis further supporting evidence is needed in the examination of target cells and in the analysis of the biochemical nature of calyx fluid particles.

Reçu pour publication en juillet 1978.

References

KITANO H., 1969. Experimental studies on the parasitism of *Apanteles glomeratus* L. with special reference to its encapsulation-inhibiting capacity. *Bull. Tokyo Gakugei Univ.*, **21**, ser. 4, 95-136.

KITANO H., 1974. Effects of the parasitization of a braconid, *Apanteles* on blood of its host, *Pieris*. *J. Insect. Physiol.*, **20**, 315-325.

KUSANO M., KITANO H., 1974. Studies on the ability of *Apanteles glomeratus* L. to discriminate parasitized host larvae, *Pieris rapae crucivora*, from intact ones. *Kontyu*, **42**, 338-364.

NAPPI A. J., 1975. Parasite encapsulation in insects. In *Invertebrate Immunity* (Ed. by Maramorosch, K. and Shope, R. E.), 293-326. Academic Press, Inc. New York.

ROTHERAM S., 1967. Immune surface of eggs of a parasitic insect. *Nature*, **214,** 700.

ROTHERAM S., 1973. The surface of the egg of a parasitic insect. 1. — The surface of the egg and first instar larva of *Nemeritis*. *Proc. R. Soc.* (B), **183,** 179-194.

SALT G., 1968. The resistance of insect parasitoids to the defence reactions of their hosts. *Biol. Rev.*, **43,** 200-232.

SALT G., 1973. Experimental studies in insect parasitism. 16. The mechanism of the resistance of *Nemeritis* ot defence reactions. *Proc. R. Soc.* (B), **183,** 337-350.

STOLTZ D. B., KREL P., VINSON S. B., 1976. Baculovirus-like particles in parasitoid wasp : further observations. 343, In Proc. 1st Int. Colloquium on Invert. Pathol. and 9th annual meeting for invert. Pathol. 461 p. Queen's Univ. Canada.

VINSON S. B., 1972. Factors involved in successful attack on *Heliothis virescens* by the parasitoid *Cardiochiles nigriceps*. *J. Invertebr. Pathol.*, **20,** 118-123.

VINSON S. B., 1974. The role of the foreign surface and female parasitoid secretion on the immune response of an insect. *Parasitology*, **68,** 27-33.

Ann. Zool. Écol. Anim., 1978, **10** (3), 449-452.

Influence de l'alimentation sur la fécondité des Coccinelles aphidiphages

J. BRUN et G. IPERTI

Station de Zoologie et de lutte biologique, INRA, 06602 Antibes

Toutes les coccinelles aphidiphages manifestent une grande polyphagie. La littérature scientifique abonde en informations sur la diversité de leur régime. Une telle variété peut même inspirer une légitime perplexité. Pourtant si l'on reste dans le seul domaine des pucerons, un examen plus approfondi du phénomène ne tarde pas à entraîner la formulation d'un jugement bien plus nuancé sur la réalité des faits observés. Ainsi, aucune espèce aphidienne ne présente un degré d'attractivité comparable à l'égard des divers prédateurs possibles. De plus, son véritable degré de convenance varie également selon l'entomophage concerné. Encore faut-il l'apprécier.

Pour y parvenir, on doit choisir un critère. La fécondité semble constituer à cet égard un élément de choix. Il permet d'évaluer avec assez de précision le niveau d'adéquation qui existe effectivement entre le prédateur et sa proie. A ce titre, il représente un moyen commode et sûr pour tenter de préciser la définition de la spécificité d'un antagoniste.

L'utilisation d'un tel critère offre la possibilité de connaître la valeur qualitative alimentaire d'une espèce aphidienne vis-à-vis des différentes espèces de coccinelles. Comme le montre la figure 1 suivante : *Aphis fabae* Scop constitue une très bonne nourriture vis-à-vis de *C. septempunctata* et d'*A. varietaga* et un bon aliment vis-à-vis de *S. undecimnotata*. Tout juste moyenne à l'égard d'*H. quatuordecimpunctata*, cette diète s'avère franchement de mauvaise qualité vis-à-vis d'*A. bipunctata* (Iperti G., 1971).

Considérée comme un indice de référence, la fécondité permet aussi de comparer la valeur qualitative des différents aliments procurés à une seule espèce de coccinelle. On note, en effet, des variations considérables du nombre d'œufs déposés quotidiennement par les femelles selon les proies ingérées. Les écarts enregistrés s'avèrent plus élevés chez les espèces univoltines où ils varient dans le rapport de 1 à 10 (et même de 1 à 15 chez *A. bipunctata*) et bien plus faibles chez les espèces plurivoltines où ils se situent dans le rapport de 1 à 4 (fig. 2).

Cela pourrait indiquer chez les prédateurs qui développent une génération annuelle, très souvent plus prolifiques, de plus étroites possibilités d'adaptation trophique. Par contre, ces dernières semblent plus larges chez les coccinelles plurivoltines qui déposent, en général, quotidiennement une plus faible quantité d'œufs.

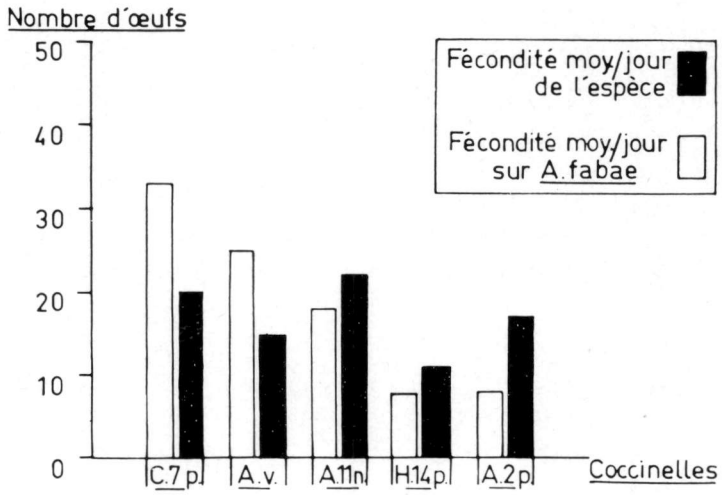


FIG. 1. — *Influence del a qualité alimentaire d'*Aphis fabae *sur la fécondité quotidienne moyenne des principaux prédateurs.*

C. 7 p. = *Coccinella 7 punctata*
A. v. = *Adonia variegata*
A. 11 n. = *Semiadalia 11 notata*
H. 14 p. = *Harmonia 14 punctata*
A. 2 p. = *Adalia 2 punctata*

Fécondité moyenne de l'espèce par jour (histogramme noir)
Fécondité moyenne par jour sur *A. fabae* (histogramme blanc).

Ici, on peut s'interroger et se demander si le critère de la fécondité se révèle suffisant pour apprécier la spécificité d'un antagoniste.

Lorsqu'on essaye de comparer les fécondités moyennes de quelques prédateurs auxquels on prodigue diverses sortes de nourritures aphidiennes avec leur degré de présence aux stades préimaginaux sur les mêmes populations de pucerons rencontrées dans la nature, on s'aperçoit :

— d'abord, que les larves des coccinelles polyvoltines se trouvent, à l'extérieur, sur un plus grand nombre de pullulations d'homoptère,

— ensuite, qu'il existe rarement une corrélation entre ces deux données.

• Ainsi, par exemple, *S. undecimnotata* manifeste une fécondité accrue quand il s'alimente avec *Rhopalosiphum maïdis* Fitch. espèce aphidienne sur laquelle il est impossible de le rencontrer normalement car elle pullule une fois que la coccinelle a déjà migré vers les sites d'estivo-hibernation.

• On trouve énormément de larves d'*A. variegata* sur les colonies d'*Aphis nerii* Kalt. dont la qualité s'avère médiocre, parce que ce ravageur apparaît en été quand la majorité des autres proies a disparu.

En résumé : Différents éléments concourent à établir l'existence d'une réelle spécificité entre un prédateur et un puceron.

Bien entendu, leur coïncidence spatio-temporelle demeure indispensable. Mais la

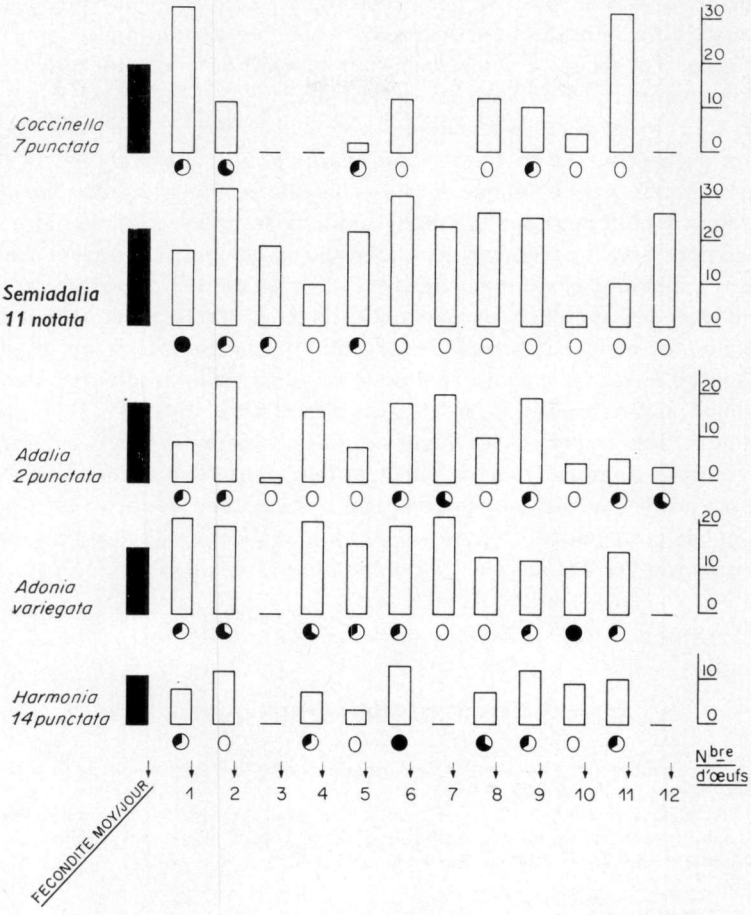


FIG. 2. — *Influence de l'alimentation et présence larvaire dans la nature.*

1 *Aphis fabae* (fève)
2 *Myzodes persicae*
3 *Aphis craccivora*
4 *Aphis fabae* (haricot)
5 *Aphis rumicis*
6 *Rhopalosiphum maidis*
7 *Macrosiphum rosae*
8 *Longiunguis donacis*
9 *Aphis nerii*
10 *Aphis pomi*
11 *Appellia tragoponis.*

strate végétale à laquelle chacun des protagonistes concernés est inféodée, joue un rôle au moins aussi important que la qualité trophique de la proie.

En effet, en l'absence de choix, même un aliment de mauvaise qualité peut être fréquenté par un grand nombre de prédateurs.

Donc, s'il reste nécessaire et utile de connaître l'influence des différentes nourritures avant de préciser la spécificité d'un entomophage, il s'avère particulièrement important de replacer cette donnée dans un contexte écologique précis. En effet, l'idée d'un prédateur manifestant des habitudes alimentaires immuables doit être abandonnée. Son comportement prédateur et ses besoins trophiques le poussent à évoluer en fonction des conditions climatiques trouvées et de la densité des proies rencontrées. Car, si une foule de nourritures permet aux coccinelles adultes de pondre et aux larves de se développer convenablement, encore faut-il leur permettre de les découvrir. Ainsi, les œufs d'*A. kühniella* constituent pour de nombreux prédateurs une nourriture de substitution fort appréciée (Iperti G., Brun J. et Daumal J., 1972). Placés exprès dans la nature, les coccinelles les dévorent. Cette observation ouvre d'intéressantes perspectives pour augmenter artificiellement leur densité naturelle. Cette voie, déjà exploitée au profit d'autres entomophages, l'a été encore de façon trop partielle et trop incomplète pour pouvoir trouver une réelle application dans le renforcement de l'activité antagoniste des coccinelles aphidiphages indigènes.

Reçu pour publication en juillet 1978.

Références bibliographiques

IPERTI G., 1971. L'emploi des Coccinelles dans la lutte contre le Puceron noir de la betterave (*Aphis fabae* Scop.). *Parasitica*, **27**, 94-102.

IPERTI G., BRUN J., DAUMAL J., 1972. Possibilité de multiplication des coccinelles coccidiphages et aphidiphages (*Coleopt. Coccinellidae*) à l'aide d'œufs d'*Anagasta kühniella* Z. (*Lepidopt. Pyralidae*). *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **4** (4), 555-567.

Ann. Zool. Écol. Anim., 1978, **10** (3), 453-459.

Pollinivorie et aphidiphagie chez *Coleomegilla maculata* Lengi

I. HODEK, Z. RUZICKA et M. HODKOVA

Coleomegilla maculata est une coccinelle connue pour sa grande euryphagie. Très probablement à cause de sa pollinivorie cette espèce peut être élevée sur des diètes artificielles. Déjà Szumkowski (1952), il y a 25 ans, avait réussi à élever *C. maculata* sur une diète renfermant du foie ou de la viande enrichie en vitamine C. Treize ans plus tard, B. C. Smith (1965*a*, *b*) et Attallah et Newsom (1966) élevaient cette espèce sur plusieurs diètes artificielles et aussi sur du pollen. D'après les résultats de B. C. Smith (1965*a*) les larves de *C. maculata* préfèrent généralement la nourriture pulvérisée — c'est-à-dire du pollen ou des pucerons pulvérisés plutôt que des pucerons vivants.

C'est principalement l'euryphagie qui a attiré notre attention sur *C. maculata*. Un autre aspect important réside dans sa spécificité pour les biotopes ou plutôt les microbiotopes c'est-à-dire une préférence pour les strates végétales plutôt basses (Chiang) qui pourrait révéler son aptitude à lutter contre les pucerons en serres.

A la suite des expériences de Smith (1965*a*) la possibilité du développement larvaire sur le seul pollen a été prouvée mais non pas la possibilité de pondre lorsqu'elle ingère cette nourriture. C'est pourquoi notre premier but a été de rechercher l'influence du pollen comme nourriture exclusive chez les adultes après un développement larvaire réalisé sur la même diète.

Cinq générations successives ont été élevées à partir de cette nourriture uniforme. (La température était de $25^{o} \pm 2\ ^{o}C$ et la photopériode de 18 h de jours et de 6 h d'obscurité.) Bien que dans ces conditions on ait obtenu l'oviposition la fécondité semblait rester très basse.

Pour cette raison on a essayé au cours de la quatrième et de la cinquième génération de stimuler l'oviposition par une manipulation qui se révèle dans d'autres cas assez efficace, c'est-à-dire, par le transfert de jeunes adultes élevés sous une courte photopériode de 12 h dans des conditions où règne une longue photopériode. Mais les résultats obtenus ne se sont pas avérés très encourageants (fig. 1).

La fécondité n'était pas beaucoup plus élevée et elle s'avérait toujours très variable selon les différentes expériences réalisées. Elle était de soixante-trois œufs au cours de la quatrième génération (moyenne calculée sur trente et une femelles) et de soixante-deux œufs au cours de la cinquième génération (moyenne calculée sur quatorze femelles).

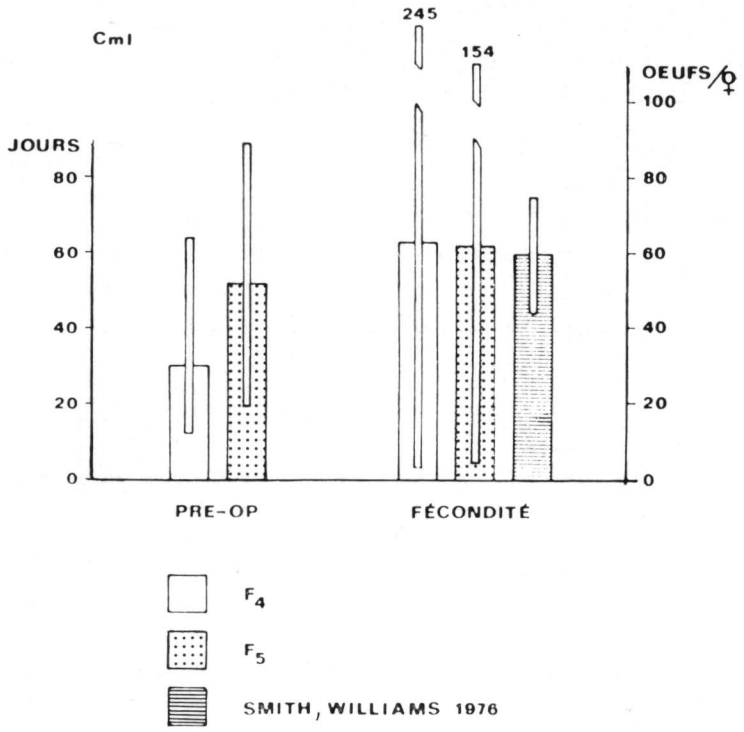


FIG. 1.

Après 4 générations passées dans de telles conditions au laboratoire, on a effectué une expérience dont voici les détails. On se posait les questions suivantes :

1) Quelle est l'influence d'une nourriture constamment uniforme constituée seulement de pollen ? Est-ce que la fécondité de *C. maculata* n'est pas défavorablement influencée par cette diète ? Ou au contraire est-ce que l'adaptation de la coccinelle au pollen ne cause pas une diminution de son attraction à l'égard de la diète aphidienne ?

2) Si une des nourritures présente une influence favorable, quel est son mécanisme d'action ? Est-ce que cette influence est directe c'est-à-dire nutritive ? Est-ce que sa fonction est de puiser les matériaux nécessaires à l'approvisionnement en substances indispensables à la vitellogenèse ? Ou est-ce que l'effet de la nourriture constitue plutôt un signal ? Est-ce que ce dernier est acheminé par l'intermédiaire des organes sensoriels et des voies neuro-endocrines ?

Pour répondre à la première question on a élevé vingt-deux couples isolés et nourris exclusivement avec du pollen et vingt-trois autres couples alimentés avec des pucerons vivants qui se développent sur les fèves. Comme puceron on a utilisé *Acyrtosiphon pisum* Harris qui se révèle être une proie essentielle très favorable vis-à-vis de nombreuses espèces de coccinelles (Hodek, 1973) et que B. C. Smith (1965*a*) indique aussi comme la proie essentielle de *C. maculata*. Le pollen a été récolté sur maïs. On ne pouvait pas élever simultanément trois séries de coccinelles, pour cette raison

on a repoussé jusqu'à une autre génération la comparaison des seuls pucerons avec une diète composée des deux nourritures (pollen et pucerons).

Comme le montre la figure 2, on obtient à la première question une réponse assez claire, la fécondité pendant les six premières semaines est deux fois plus impor-

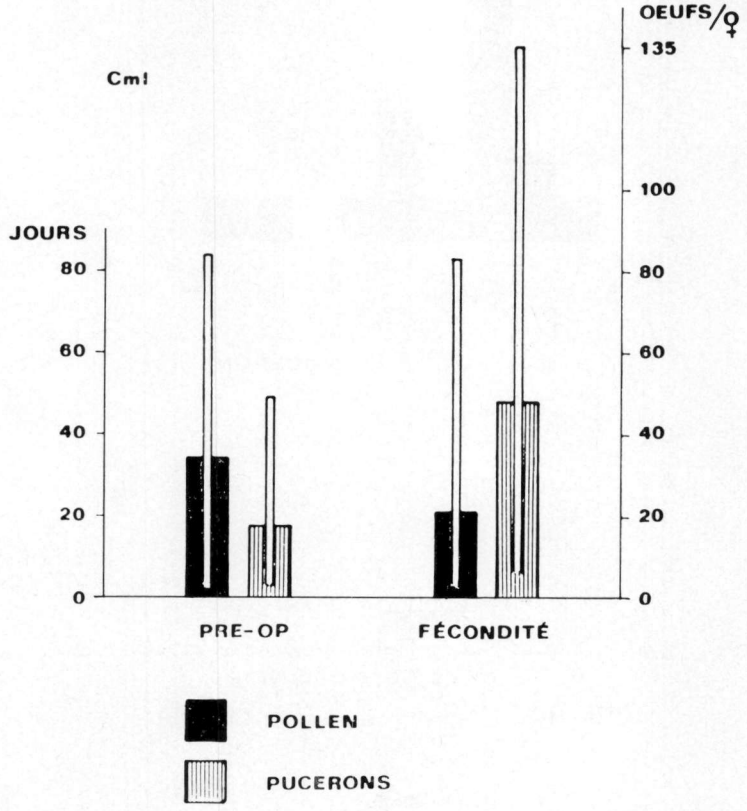


FIG. 2.

tante chez les femelles nourries avec des pucerons. Cette différence est indiquée par la fécondité des femelles comme par la durée de la préoviposition (fig. 3 et 4).

Ces résultats sont assez prometteurs ; les élevages de *C. maculata* peuvent être maintenus quelle que soit l'une des deux diètes étudiées.

Le pollen tout seul peut alors servir de nourriture essentielle ; il est vrai que la fécondité est diminuée de moitié, mais les coccinelles peuvent être maintenues sur cette nourriture pendant plusieurs générations sans pertes importantes. Un assez grand désavantage subsiste ; on note alors une forte tendance des larves au cannibalisme que nous avons évité en utilisant des élevages isolés. Mais en général *C. maculata* est un insecte commode, particulièrement pour les chercheurs qui sont allergiques aux pucerons ! C'est pourquoi nous l'avons choisi.

L'attraction des coccinelles à l'égard des pucerons ne diminue pas à la suite d'un élevage de plusieurs générations successives de celles-ci, sur le seul pollen. De plus, avant de les lâcher, on économise une grande proportion de leur potentiel de repro-

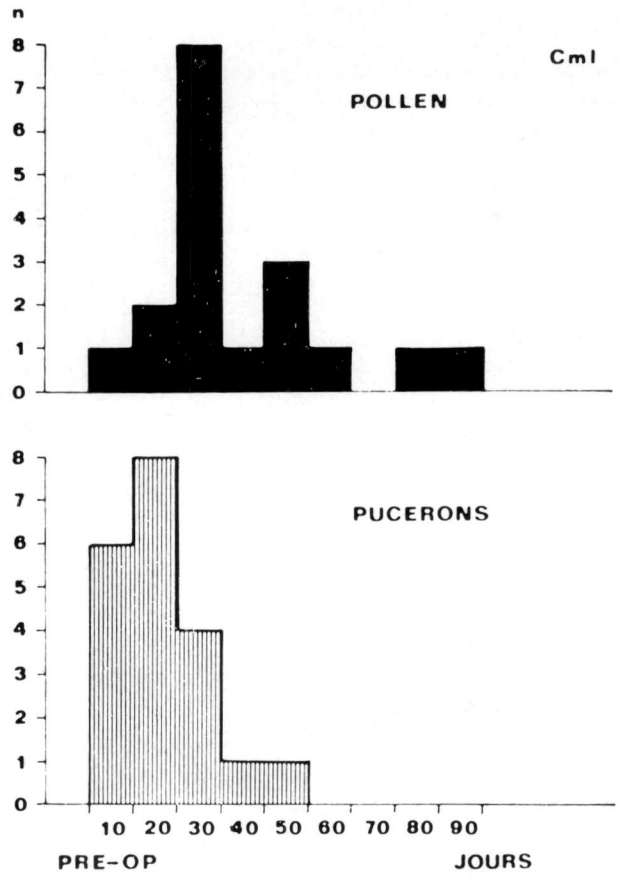


FIG. 3.

duction si on les maintient sur le pollen. On peut provoquer directement en serre une situation analogue pendant la période initiale d'infestation des pucerons, en assurant facilement une diète provisoire à base de pollen.

Une certaine inhibition de l'oviposition par l'emploi de la diète à base de pollen de maïs ne présente qu'un caractère temporaire (fig. 5). Chez la plupart des femelles l'intensité normale de l'oviposition n'est pas supprimée mais simplement ajournée jusqu'à la septième semaine où elle reprend normalement.

Chez cinq femelles sur vingt et une (c'est-à-dire 24 p. 100) l'oviposition est entièrement inhibée pendant 9 semaines. Chez 21 femelles alimentées avec des pucerons, une seule femelle (c'est-à-dire 5 p. cent) est entièrement inhibée.

A partir de ces résultats on peut considérer l'inhibition induite par le pollen comme un type d'arrêt de développement assez semblable à une diapause avec une induction trophique, décrite par Hagen (1962) chez *Hippodamia convergens* en Californie et supposée par Yakhontov (1962) chez *Semiadalia undecimnotata* Schn. en Asie Centrale.

Deux travaux d'Iperti (Iperti, Hodek, 1974 ; Rolley, Hodek, Iperti, 1974) appor-

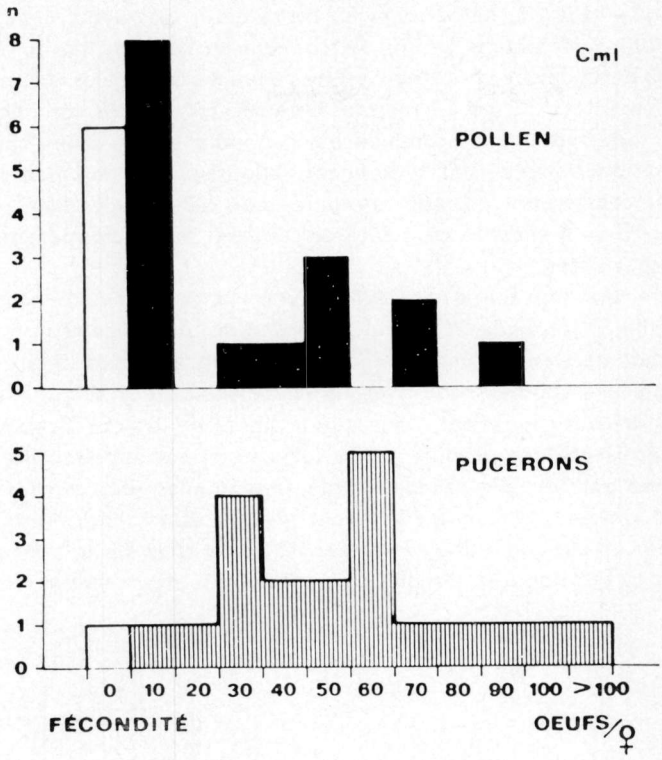


FIG. 4.

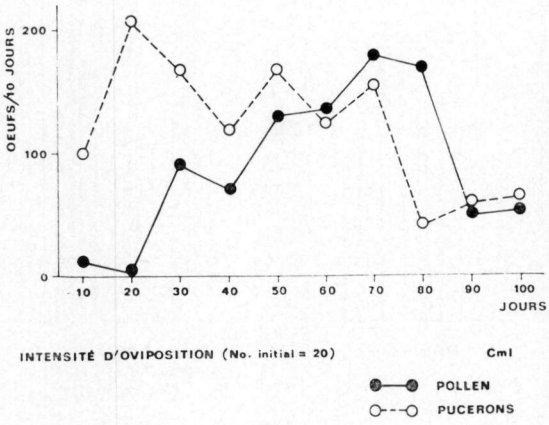


FIG. 5.

tent également des indications importantes pour apprécier l'induction nutritive chez *S. undecimnotata* en France.

Cet arrêt de développement observé chez *C. maculata* possède une grande variabilité. La durée moyenne de la période de préoviposition est de 30 jours au cours de

la quatrième génération et de 52 jours au cours de la cinquième génération et les valeurs minimum et maximum sont respectivement de 12 ou de 19 jours et de 64 ou de 89 jours. Cet arrêt de développement est très peu intense, car les valeurs maximum atteignent seulement 2 ou 3 mois, et de plus il ne nécessite pas de conditions spéciales pour s'achever ; les coccinelles commencent à pondre même si les conditions trophiques et physiques demeurent inchangées. Elles peuvent commencer à pondre même sous une courte photopériode constante, mais alors évidemment — beaucoup plus tard, après 5 ou 6 mois. Le caractère de cet arrêt de développement fera l'objet de futures expériences.

La deuxième question posée consistait à savoir le mécanisme qu'il fallait invoquer. Il est plus difficile d'y répondre. On voulait faire la distinction entre la fonction nutritive et la fonction de signal d'une nourriture plus favorable c'est-à-dire aphidienne. Cela a été étudié en collaboration avec un endocrinologiste, Magdalena Hodkova. L'hypothèse de travail repose sur l'idée que le signal de la nourriture favorable est transmis par les récepteurs gustatifs, par le cerveau, et par la production d'hormone juvénile secrétée par les *corpora allata*. Une implantation des *corpora allata* actifs devrait alors augmenter le niveau d'hormone juvénile et accroître ainsi l'oviposition.

Comme par ailleurs on a obtenu un résultat positif chez des adultes de *Coccinella septempunctata* L. en diapause auxquels on a implanté des *corpora allata* prélevés

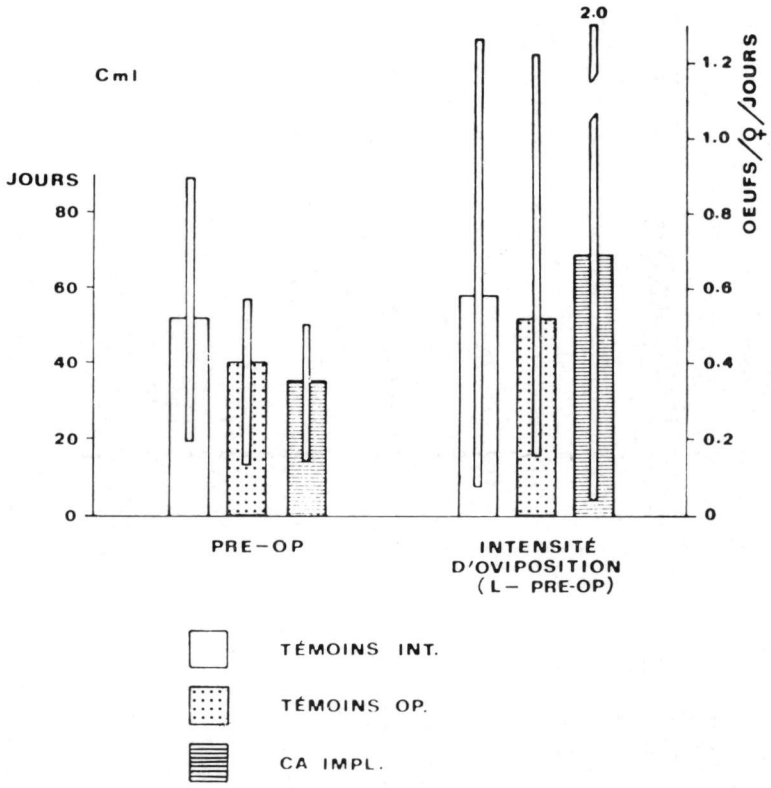


FIG. 6.

sur une punaise *Pyrrhocoris apterus* L. aussi a-t-on utilisé cette fois encore des *corpora allata* de cet Héréroptère. On dispose de trois séries composées de quatorze couples chacune ; dans la première série expérimentale on implante des *corpora allata* aux femelles, et dans les deux autres séries témoins on opère les femelles d'une série et on laisse intactes les femelles de l'autre (fig. 6). Les résultats ne donnent pas la possibilité de tirer des conclusions claires ; on ne peut pas encore répondre à la question posée. La préoviposition est significativement plus courte chez les deux séries opérées avec ou sans les *corpora allata*. La fécondité totale est influencée par la longévité. La longévité des femelles ayant reçu des *corpora allata* est courte comme leur fécondité qui est beaucoup plus faible que celle enregistrée dans les deux séries témoins (fig. 5). L'intensité de l'oviposition est très semblable chez les femelles des trois séries (environ un œuf tous les 2 jours).

En résumé

Au cours de cette première expérience on n'a pas observé une stimulation spécifique provoquée par les *corpora allata*, parce que la stimulation produite par la seule blessure revêt la même intensité. Il n'est pas exclu de penser que l'hormone juvénile n'a pas été secrétée, parce que les *corpora allata* implantés étaient d'une origine spécifique différente puisqu'appartenant à une autre ordre d'insectes. Aussi se propose-t-on de répéter cette expérience en utilisant une application « topique » d'un analogue d'hormone juvénile.

En conclusion

On peut déduire de nos expériences que la pollinivorie exclusive et permanente pendant tout le développement larvaire et imaginal représente un type de nutrition tout à fait satisfaisant, mais inférieur à la nutrition sur pucerons vivants tels qu'*A. pisum*. Il est vraisemblable que ce résultat est dans une certaine mesure influencé par le fait, que les expériences sont effectuées à partir d'un élevage de coccinelles nourries depuis 5 générations sur une diète exclusive de pollen de maïs et de noisetier. On peut présumer que dans les conditions naturelles les coccinelles mangent une diète mélangée. C'est pourquoi, il faut également répéter ces expériences à partir de la première génération, c'est-à-dire des descendants de coccinelles issues de la nature. C'est nécessaire pour bien comprendre la spécificité nutritive de *C. maculata*. Mais les récents résultats constituent déjà une base convenable pour utiliser cette coccinelle en lutte biologique dans les serres.

Reçu pour publication en juillet 1978.

Ann. Zool. Ecol. Anim., 1978, **10** (3), 461-482.

Le recensement des œufs d'hiver de l'acarien rouge, *Panonychus ulmi* (Koch) sur le pommier

I. — Comparaison des méthodes actuelles et remarques sur l'influence de quelques facteurs dans leur variabilité

G. FAUVEL, H. AUDEMARD *, F. RODOLPHE ** et A. RAMBIER

Laboratoire de recherches de la chaire d'Ecologie animale et de Zoologie agricole. Centre de Recherches de Montpellier, 34060 Montpellier Cedex

* *Centre de Recherches d'Avignon. Laboratoire de Zoologie, INRA, Domaine St Paul-Cantarel, 84140 Montfavet*

** *Centre de Recherches de Jouy-en-Josas. CNRZ, Domaine de Vilvert, 78350 Jouy en Josas*

Résumé

Afin de parvenir à une simplification des méthodes de contrôle des pontes hivernantes de *P. ulmi*, on a mis à l'essai simultanément quatre techniques en comparaison avec l'OILB classique prise pour référence. Parmi elles, celles de Baillod-Fiaux et Touzeau portant respectivement sur des paires de coursonnes sur le bois de 2 ans ou des paires d'yeux à la base de la pousse d'un an, paraissent les plus intéressantes et peuvent remplacer la méthode OILB. On constate que la référence fournie par cette dernière est imprécise et dépend des caractères structuraux de l'échantillon (degré de ramification, présence de parties anciennes). Il serait nécessaire de mieux connaître la répartition des pontes sur la branche.

Parmi les méthodes de surveillance et de prévision de l'évolution de *Panonychus ulmi*, le dénombrement des œufs d'hiver garde une place mineure. Cela paraît tenir pour une part au fait que l'on ne peut encore préciser la relation entre l'importance de ce dépôt d'œufs et celle des populations estivales qui suivront, et pour beaucoup à la peine imposée par les méthodes proposées pour des résultats finalement très imprécis. Les valeurs fixées pour les seuils restent donc très approximatives et ne peuvent garantir que contre un risque immédiat au printemps.

L'intérêt de ce recensement n'est pourtant pas négligeable : ainsi que le remarquent Karg (1971), Karg *et al.* (1973), d'un point de vue expérimental il permet d'apprécier l'influence globale des pesticides et notamment leur action secondaire sur l'acarocénose. Dans le même ordre d'idées, Goonewardene et Kwolek (1975) l'utilisent pour comparer la résistance de différentes variétés de pommier à l'égard de l'araignée rouge. On peut encore ajouter que dans la stratégie de protection habituelle

des cultures, il devrait conserver une certaine importance si l'on pouvait améliorer sa précision et nos connaissances sur la dynamique de *P. ulmi*. En effet, le nombre d'œufs présents en hiver représente l'inoculum de l'année suivante, lequel détermine l'importance des dégâts au moment du débourrement mais peut-être aussi en partie les pullulations estivales. Or ce niveau des pontes peut résulter aussi bien de fortes populations d'adultes bien repérables mais présentes durant peu de temps en été que de faibles densités auxquelles on prête peu d'attention mais qui persistent durant toute l'arrière-saison sur le végétal alors même qu'un traitement acaricide estival apparemment réussi ou l'action énergique des auxiliaires peut faire croire que l'on est maître de la situation. On devrait donc le pratiquer fréquemment.

Il faut reconnaître que pour ces contrôles, on n'a disposé pendant longtemps que de méthodes exigeant un travail important même si depuis la première proposée en 1956 par Vogel et Bachmann, diverses améliorations et simplifications avaient été apportées. Sans doute, étant donné la grande variabilité des pontes d'un organe à l'autre, est-il difficile d'aller très loin dans cette voie si l'on ne veut pas trop diminuer une précision déjà modeste de l'estimation. Pour leur part, Goonewardene et Kwolek (1975) au terme d'une étude mathématique de la répartition des pontes sur des rameaux, concluent que le meilleur résultat est obtenu en contrôlant dix à treize yeux par prélèvement. Malgré cela l'erreur standard reste encore égale à 138 p. 100 de la moyenne comme l'indiquent leurs chiffres. Ce travail, réalisable lorsque l'on n'étudie que quelques arbres, devient difficilement acceptable pour évaluer la population au niveau de la parcelle. C'est pourquoi en Europe d'autres méthodes avaient déjà été proposées ces dernières années pour rendre la tâche plus facile et plus rapide. On en était venu à ne considérer que des paires d'yeux sur le bois d'un an (Touzeau, 1973) ou de deux ans (Baillod et Fiaux, 1975) ou bien encore l'empattement du bois de l'année (D. Perrier comm. pers.).

Ces différents procédés ont été reliés à la méthode la plus ancienne dite OILB en admettant que la population recensée par celle-ci représente effectivement celle de la branche ou de l'arbre. En fait diverses variantes existent pour la technique de référence et, d'autre part, les relations entre méthodes ont été établies généralement sur de petits échantillons. Par ailleurs, tous les résultats restent marqués d'une grande variabilité qui oblige à se demander si l'on ne pourrait pas améliorer la technique d'échantillonnage par une meilleure connaissance de la distribution des œufs sur la branche et des facteurs qui la modifient. Enfin il est permis de se demander si l'hypothèse de base relative à la localisation préférentielle des pontes sur le bois de 2 ans est toujours vérifiée. Nos observations comme celles publiées par d'autres auteurs et certaines difficultés rencontrées dans l'établissement des seuils d'intervention et de tolérance, notamment en région méditerranéenne, donnent à penser qu'il peut en être autrement.

Dans le but de clarifier ces différents problèmes, des études détaillées ont été entreprises. Dans cette première partie, nous aborderons la comparaison des méthodes actuellement proposées pour le recensement des œufs d'hiver de *P. ulmi*. Les résultats ont été acquis au cours d'une expérience de taille suffisante pour avoir des milieux et des observateurs différents. Pour ce faire de nombreuses personnes (SEI, ACTA, INRA, ...) ont bien voulu apporter leur concours. Qu'elles trouvent ici l'expression de notre gratitude pour l'important travail qu'elles ont accepté de prendre en charge.

I. — Rappel des données sur la distribution des œufs d'hiver de *Panonychus ulmi* et les méthodes de recensement

Avant d'exposer les techniques soumises à l'étude, il peut être utile de rappeler rapidement les éléments connus concernant la localisation des œufs d'hiver sur la branche.

1.1. — *Distribution des pontes hivernantes sur la branche*

A la différence de *Bryobia rubrioculus* (Scheut.) pour lequel le travail de Jacob (1965) a défini mathématiquement la distribution des pontes, les données de base concernant *P. ulmi* sont très succinctes. Pourtant dès 1943 Günthart rapportait les observations suivantes :

	Face supérieure	Face inférieure
Rameau de l'année moins le 1er cm	0,13 œufs/cm²	3,8 œufs/cm² d'écorce
1er cm du rameau de l'année	5,6 œufs/cm²	69,0 œufs/cm² d'écorce
Bois de 2 ans	0,8 œufs/cm²	39,0 œufs/cm² d'écorce

Ces chiffres faisaient donc apparaître deux zones privilégiées pour les pontes d'hiver : la base de la pousse de l'année ou empattement et le bois de 2 ans, la partie inférieure des organes étant toujours préférée. Ces observations sont d'ailleurs couramment faites dans la nature et tout naturellement c'est donc à ce niveau que l'on a cherché à estimer le risque couru par une plantation au moment de l'éclosion des œufs (Vogel et Bachmann, 1956). Ces auteurs négligeaient alors la faible proportion présente sur le rameau de l'année et avec d'autant plus de raison apparemment qu'une grande partie de celui-ci est éliminée à la taille.

Ce n'est que plus récemment que d'autres auteurs se sont penchés sur les organes végétatifs de l'année afin d'y trouver une méthode d'estimation plus simple et plus rapide de la population du ravageur (Touzeau, 1973) et ont été ainsi amenés à préciser la distribution des pontes sur les pousses de l'année. Les chiffres montrent que l'empattement du rameau représente à lui seul plus de 60 p. 100 des œufs, ce qui confirme les données de Gunthart, les pourcentages décroissant rapidement du 1er au 6e œil pour se stabiliser ensuite à une valeur faible. Selon Touzeau, le couple des 2 premiers bourgeons représenterait en pourcentage des pontes sur le bois de l'année 20 ± 5 p. 100, les 3e et 4e de 8 à 15 p. 100, les 5e-6e de 4 à 8 p. 100 et au delà moins de 5 p. 100.

Sur la variété Red Delicious, Goonewardene et Kwolek (1975) confirment cette allure générale de la distribution avec toutefois une diminution moins rapide sur le bois de l'année.

Il faut ajouter qu'en cas de pullulation la zone de ponte s'étend de plus en plus vers les grosses branches et le tronc tandis qu'une petite quantité d'œufs peut même se retrouver sur les fruits (Blair et Groves, 1952 ; Leski et Predki, 1964...).

1.2. — *Méthodes de recensement*

Dans l'exposé des protocoles, le *prélèvement* désigne chacun des organes ou groupes d'organes pris sur un arbre et dont l'ensemble constitue *l'échantillon-standard* représentatif de l'arbre.

Au cours des opérations de récolte et d'examen du matériel, les structures les plus importantes à considérer parce qu'elles constituent des sites préférentiels de ponte, sont les suivantes :

1) les *empattements* des différents départs de l'année sur le bois de 2 ans et éventuellement les zones de rattachement des segments plus anciens de la branche entre eux. Ces parties du prélèvement ont une morphologie voisine mais pas de délimitation naturelle précise. Pour les besoins de l'étude, elles seront définies par une bande de 1 cm de large comprenant en son milieu les rides de la base de la pousse ou la zone de transition en question ;

2) les *dards* et *lambourdes*, courtes productions ligneuses de 3 à 7 cm environ ayant porté une rosette de feuilles durant la période de végétation. Les premiers sont terminés par un bourgeon à bois qui peut se transformer en 2 ans en un bouton à fleur qui caractérise les secondes. En ce qui concerne le dépôt des œufs d'hiver, la structure de ces organes paraît comparable ;

3) les yeux à bois des différentes années dont la conformation est peu variable ;

4) les accidents divers de l'écorce, les blessures profondes pouvant recueillir un grand nombre d'œufs.

De façon parallèle aux empattements, on admettra que la population des yeux ou des dards est le nombre d'œufs se trouvant à l'intérieur du cercle de 1 cm de rayon entourant l'organe en question.

1.21. *La méthode Vogel et Bachmann dite aussi OILB et ses modifications*

1.211. *La méthode OILB originelle*

Décrite en 1956, elle représentait un moyen de contrôle de tous les ravageurs hivernant sur l'arbre, entre autres les acariens.

L'échantillon-standard comprend dix prélèvements de 20 cm de bois de 2 à 4 ans. Les auteurs précisent que si l'on doit préférer les rameaux rugueux, richement pourvus de dards et de bourgeons à fleurs, il convient d'incorporer également un certain nombre avec départs latéraux.

Ils conseillent de choisir plutôt des branches verticales si le bois supprimé par la taille ne suffit pas.

A l'origine, les auteurs fixaient à trois échantillons-standard le nombre nécessaire par verger. Par la suite ce chiffre fut jugé trop faible et porté à cinq dans la brochure OILB (1969).

Toutes les ramifications du prélèvement sauf les dards et les lambourdes étant coupées au niveau des yeux stipulaires (1), le dénombrement des pontes est fait sur l'ensemble du bois conservé y compris l'empattement des pousses de l'année. On procède soit par comptage précis soit par approximation et dans ce cas, selon l'importance du dépôt d'œufs, les échantillons-standard sont classés en catégorie A, B, C, D délimitées par des puissances de 10 (10, 100, 1 000, 10 000). Par cette méthode un observateur expérimenté ne doit pas avoir besoin de plus d'une demi-heure par

(1) Les yeux stipulaires sont très exactement les deux petits bourgeons apparaissant de part et d'autre de la pousse de l'année au niveau de la ride circulaire marquant son point de départ. En fait, lorsqu'ils sont visibles, ils se trouvent situés largement dans la zone de l'empattement riche en œufs. Il serait plus correct de couper à 1 cm au-dessus de la ride de base de l'empattement pour ne pas fausser les dénombrements. La section se fait alors encore au-dessous des premiers yeux bien développés du bois de l'année.

échantillon-standard. En fait, il est apparu rapidement que cette technique demandait malgré tout trop de travail pour une précision relativement faible et ceci a incité divers observateurs à la simplifier par omission des éléments ou des zones à forte densité d'œufs.

1.212. *Les méthodes OILB simplifiées*

Tout d'abord, il était aisé de constater que le dénombrement des pontes de l'échantillon représentant un arbre était plus commode et les effectifs moins importants et peut-être moins variables sur les rameaux non ramifiés que sur ceux qui portaient des départs latéraux. On n'avait plus affaire alors qu'à des dards ou des bourgeons, ou à la rigueur des brindilles.

Lorsque les arbres sont soumis à une taille relativement longue ces branchettes sont souvent laissées telles quelles puisqu'elles sont appelées à porter des fruits. Il est alors aisé de trouver les 20 cm de bois de 2 ans nécessaires sur lesquels les contrôles sont opérés comme précédemment. Cependant cette sélection d'un type de rameau introduit un biais dans l'échantillonnage même si elle peut se justifier par le fait qu'il est plus fréquent dans les parties basses de l'arbre qui sont aussi les plus accessibles à l'observateur, et surtout lorsque l'on a affaire à des haies fruitières. On ne sait évidemment pas dans quelle mesure le volume des pontes que l'on y dénombre peut être représentatif de l'arbre.

Par la suite, d'autres observateurs en sont même venus à ne plus considérer l'empattement terminal ce qui diminue encore le comptage. De telles simplifications n'étaient valables que dans la mesure où l'on pouvait les relier à la méthode de référence de façon à assurer la correspondance entre les différents seuils d'intervention, ce qui ne semble pas avoir été réellement fait.

1.22. *La méthode Baillod-Fiaux* (1975)

Proposée en Suisse, cette technique apparaît comme une simplification supplémentaire de la méthode précédente. En effet le dénombrement des pontes ne se fait plus que sur deux organes consécutifs et opposés sur le bois de 2 ans. Il peut s'agir de dards ou bourgeons bien développés (1) ou encore de petits rameaux adjacents.

On examine cent de ces organes par parcelle et ils doivent provenir d'au moins dix arbres.

Un facteur de correction permet de tenir compte de la différence du nombre de bourgeons par unité de longueur de rameau selon la variété et de ramener le chiffre trouvé à la valeur théorique pour 2 m de bois de 2 ans.

On a donc : $P = (S/x)\, n$

P = nombre d'œufs pour 2 m de bois de 2 ans
S = nombre d'œufs recensés sur les x obstacles examinés
n = nombre moyen d'obstacles sur 2 m de bois de 2 ans de la variété considérée.

Pour Golden Delicious n est en moyenne de 60.

---

(1) L'appellation dard correspond en pratique aussi bien aux vrais dards qu'aux lambourdes. Le terme plus général de coursonnes serait donc préférable. Par ailleurs, le couple d'organes peut être composé aussi bien d'une seule catégorie (coursonnes, bourgeons) que du mélange des deux.

On constate donc une diminution importante de la quantité d'organes à examiner mais l'augmentation du nombre des arbres soumis au prélèvement ce qui est favorable à une meilleure appréciation de la population du verger. L'estimation obtenue se relie directement à la méthode précédente OILB simplifiée mais moins aisément à l'OILB originelle.

1.23. *Le dénombrement des œufs sur les empattements de l'année.*

On a vu au § 1.1 que cette zone reçoit un fort pourcentage du total des œufs recensés. On conçoit donc facilement que l'estimation faite à ce niveau puisse être assez représentative de la population réelle. D. Perrier (comm. pers.) a utilisé cette technique depuis plusieurs années à Versailles (CNRA). Le principal inconvénient réside dans le fait qu'elle conduit évidemment à compter un grand nombre d'œufs. D'autre part la critique est souvent faite que l'on travaille dans une zone difficile où les œufs sont fortement imbriqués avec parfois plusieurs couches superposées ce qui rend le travail pénible et peut être une source d'erreurs.

Par souci d'harmonisation, le nombre d'empattements à examiner avait été fixé à dix par arbre avec cinq arbres par verger.

1.24. *L'estimation sur le bois de l'année*

Au contraire de Vogel et Bachmann qui n'accordaient guère d'intérêt à cette zone, certains observateurs ont pensé qu'il devait y avoir une relation entre les pontes dénombrées à ce niveau et celles présentes sur le bois de 2 ans puisqu'elles constituaient en fait un même ensemble.

Par ailleurs, les prélèvements sont faciles à recueillir puisque la plus grande partie des rameaux de l'année est supprimée dans les opérations de taille et au cas où ceux-ci ne seraient plus utilisables au moment de l'examen, il serait très aisé d'en prélever d'autres sans endommager la ramure de l'arbre.

Deux modalités ont été expérimentées :

1.241. *La méthode Touzeau.*

Touzeau (1973) est arrivé à la conclusion qu'une évaluation correcte peut être obtenue en examinant seulement les 2 premiers yeux bien développés à la base de la pousse d'1 an. A ce niveau il trouve une relative accumulation des œufs. Ainsi le volume des pontes observées est suffisamment important pour que les erreurs dans l'estimation restent acceptables et assez petit pour que le contrôle soit rapide.

L'auteur constate cependant que sur pommier les résultats présentent une plus grande dispersion que sur le prunier.

L'observation des pontes doit porter sur dix couples d'yeux par arbre sur 10 arbres par verger soit au total deux cents bourgeons.

1.242. *La méthode des dix yeux.*

Le comptage porte sur un assez grand nombre de bourgeons représentant 1/4 à 1/3 du rameau ce qui permet de compenser l'irrégularité du dépôt des œufs d'un œil à l'autre. En effet nos observations (Rambier, non publ.) comme celles de Goonewardene et Kwolek (1975) montrent qu'il y a très souvent des zéros voisinant avec des

yeux portant des pontes très nombreuses. D'après les résultats publiés par les auteurs précédents on peut voir que la population de l'ensemble de cette zone est inférieure de moitié à celle du vieux bois ; de plus, le travail est facilité par son fractionnement, ce qui supprime une source d'erreurs.

Pour la commodité de l'exposé des résultats les numéros suivants ont été attribués aux différentes méthodes :

01 = OILB originelle
11 = OILB pratiquée sur rameaux non ramifiés et sans tenir compte des effectifs présents sur l'empattement terminal
2 = Baillod-Fiaux
3 = Touzeau
4 = Empattements
5 = Dix bourgeons de la base de la pousse de l'année.

1.3. *Matériel et technique d'observation*

Comme le montre le tableau 1, les observations ont été conduites essentiellement sur des arbres en forme plein vent (gobelets), quelques palmettes et haies fruitières en formes libres accolées. Dans la plupart des cas, il s'agissait de la variété Golden Delicious tandis que les vergers étudiés se trouvaient dans des régions très différentes.

TABLEAU 1

Principales caractéristiques des vergers ayant servi à la comparaison des méthodes de recensement hivernal de Panonychus ulmi

Main characteristics of the apple orchards used to compare the methods estimating the number of overwintering eggs of P. ulmi

N° de code	Parcelle	Département	Variété	Age (ans)	Forme	Nombre d'arbres échantillonnés
101	I. N. R. A. Marquet 2	Drôme	Melrose-Golden	9	Gobelets	5
201	Armailler	—	W. Delicious	8	Plein Vent	5
331	G II	Vaucluse	Golden	10	Gobelets	10
332	G IV	—	Golden	10	Palmettes	10
441	Bernard Ecologique	—	Golden	10	Haie fruitière	10
442	Bernard Traité	—	Golden	8	—	5
551	C. N. R. A. Pierre plate	Yvelines	Golden	11	Gobelets	10
552	C. N. R. A. Pierre plate	—	Golden	11	—	10
601	Caumont I	Vaucluse	Golden	10	Palmettes	10
701	Caumont II	—	Golden	10	—	5
881	Vinon	Hautes-Alpes	Golden	10	Plein Vent	5
882	Vinon	—	Starking	10	—	5
901	Tarelle	—	Golden	19	Plein Vent	5
1001	Mercury	Savoie	Reinette Blanche du Canada	25	Plein Vent	5

Les mesures ont porté sur des échantillons-standard constitués selon le protocole de la méthode OILB classique et qui comprenaient donc des prélèvements ramifiés et non ramifiés. Pour un arbre, on a coupé dix longueurs de bois de 2 à 4 ans mesurant 20 cm à partir de l'extrémité et, simultanément, on a recueilli dix longueurs identiques de la base de la pousse de l'année située en position terminale. Celles-ci pouvaient être issues ou non du bois de 2 ans prélevé. Par parcelle, selon les possibilités de l'expérimentateur, les contrôles ont été faits sur 5 ou 10 arbres (cf. tabl. 1).

Les résultats des dénombrements ont été consignés de la façon suivante :

— pour le bois de l'année : empattement et chacun des dix bourgeons présents selon son rang sur le rameau

— pour le prélèvement âgé de 2 à 4 ans : population totale et celle d'un couple de coursonnes pris au hasard selon les règles de Baillod et Fiaux.

On a obtenu ainsi quatre cent quatre-vingt données qui ont été mises sur carte perforée et traitées par ordinateur au service de biométrie de l'INRA. Afin de supprimer la forte liaison moyenne-variance, difficulté fréquente dans ce type de problème, les résultats ont été préalablement transformés en Log $(x + 1)$ méthode couramment utilisée (Southwood, 1968 ; Goonewardene et Kwolek, 1975).

Selon le protocole défini, les données relatives aux différentes méthodes ne sont donc pas totalement indépendantes sauf dans quelques cas pour les techniques 3 et 5. Il en a été tenu compte dans l'analyse des résultats.

II. — Résultats

2.1. *Comparaison générale des moyennes et des coefficients de variation des différentes méthodes*

2.11. *Distribution d'échantillonnage des populations. Choix d'une transformation des données.*

Nous considérerons pour l'instant les échantillons-standard composés de dix prélèvements.

Etant donné le comportement de ponte de l'animal, les phénomènes d'aggrégation auront une grande importance et vont conduire à des courbes dissymétriques à gauche, les fréquences les plus grandes correspondant aux valeurs faibles (fig. 1). On aura aussi une liaison entre moyenne et variance dont on peut se rendre compte en considérant par exemple les deux premières colonnes du tableau 2 et l'on constate que la seconde croît plus vite que la première comme le signalent aussi Sekita et Yamada (1973), Goonewardene et Kwolek (1975).

L'asymétrie de la distribution peut être renforcée par le hasard qui a fait que parmi les vergers étudiés, les moins infestés sont les plus nombreux. La variation entre arbres étant toujours très grande, on peut corriger ce défaut en écartant quelques-uns de ceux-ci (fig. 1, en bas) et cela ne nuit en rien au calcul ultérieur des relations entre méthodes. C'est pourquoi les régressions ont été établies en sélectionnant expérimentalement ceux dont la population moyenne OILB 11 calculée comme il est dit plus loin, était égale ou supérieure à huit cents œufs/2 m de bois de 2 ans. On observera que la correction a moins d'effet sur la distribution des pontes sur les échantillons de deux yeux de la base du rameau de l'année (fig. 1-3).

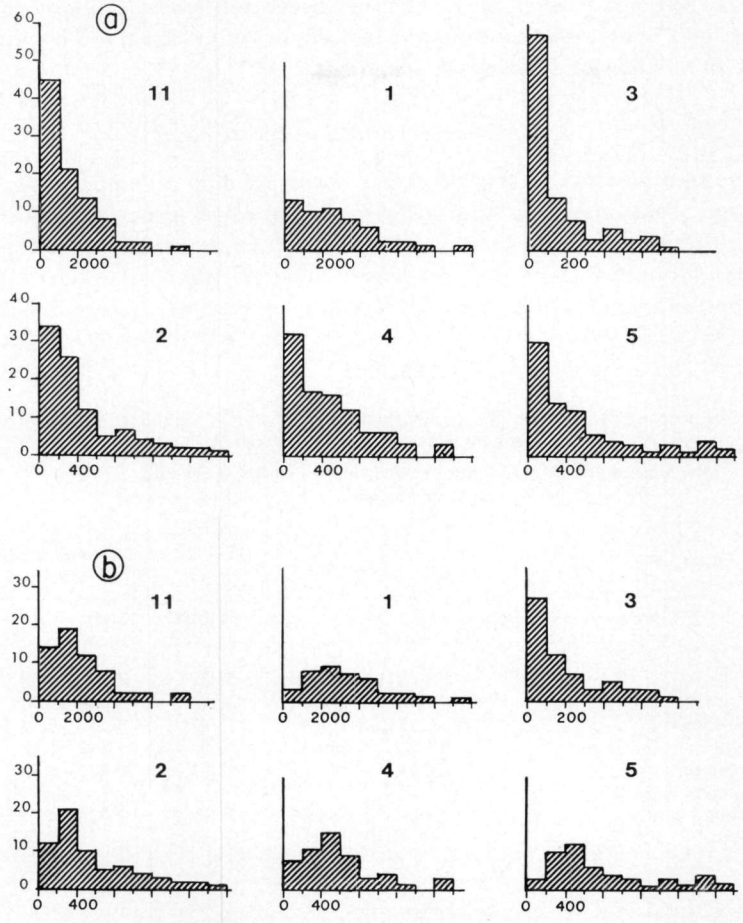


FIG. 1. — *Distribution de fréquence des échantillons-standard de dix prélèvements selon les différentes méthodes testées.*

En haut : ensemble des arbres de l'enquête.
En bas : arbres des vergers de moyenne OILB 11 ⩾ 800 œufs/2 m de bois de 2 ans.

Frequency distribution of the standard samples af ten twigs in the different methods.

Upper : whole of the trees studied.
Lower : trees of the orchards whose population level by OILB's 11 method is ⩾ 800 eggs/2 m of 2 years-old wood.

Pour rendre les variances indépendantes des moyennes, il faut réaliser une transformation des données. En tenant compte de la présence de valeurs nulles, deux sont couramment employées : Log $(x + 1)$, $\sqrt{x + 1}$. Snedecor et Cochran (1957, chap. 11) indiquent que la première est applicable lorsque l'écart-type varie proportionnellement à la moyenne dans les unités originelles, ce qui est le cas ici puisque selon les méthodes on trouve en désignant l'écart-type des échantillons-standard par S et leur moyenne par M : $S = 0{,}6$ à $0{,}8$ M. Selon les mêmes auteurs, la seconde s'appliquerait mieux à une loi type Poisson mais aussi quand la variance est propor-

tionnelle à la moyenne. Toutes deux ont été essayées mais comme Goonewardene et Kwolek (*loc. cit.*) nous avons constaté que la seconde ne présente pas d'avantages et les calculs ont donc été faits en Logarithmes.

2.12. *Moyennes et variabilité des méthodes*

En déduisant du total OILB 01 le chiffre correspondant à l'empattement du bois de l'année, on peut trouver pour tous les vergers une valeur proche de celle que cette technique aurait prise sous sa forme simplifiée 11 (il va de soi que seuls sont pris en considération les prélèvements où il est certain que l'empattement appartient bien au bois de 2 ans examiné). On a alors les résultats figurant au tableau 2 dans lequel

TABLEAU 2

Moyenne par organe (M), *variance* (V) *et coefficient de variation* (CV = 100 $\sqrt{V}/M$) *des résultats d'ensemble des différentes méthodes*

Mean per organ (M), *variance* (V) *and relative standard deviation* (CV) *for the whole of the results corresponding to each of the methods*

Méthodes		Données brutes			Données transformées Log n (x + 1)		
N°	Désignation	M	V	CV p. 100	M	V	CV p. 100
01	OILB	263,25	48 633,79	83,77	4,217	1,24	26,41
11	OILB simplifiée	158,01	36 272,63	120,98	4,004	0,61	19,51
2	Baillod-Fiaux	55,55	4 114,38	115,47	3,02	0,76	28,87
3	Touzeau	14,31	649,03	178,03	1,762	0,86	52,63
4	Empattements	50,81	3 297,15	113,00	2,877	0,94	33,70
5	10 bourgeons de la base de la pousse d'1 an.....	54,09	6 554,66	121,31	2,920	1,01	34,93

toutes les méthodes se révèlent également affectées par un fort coefficient de variation, le plus fort correspondant à la méthode Touzeau. Celle-ci présente par contre la plus faible moyenne de pontes. L'OILB classique prise comme référence a la plus faible variabilité ce qui indique des phénomènes de compensation entre les divers sites de ponte. Les techniques n^{os} 4 et 5 apparaissent très voisines quant aux résultats tandis que la méthode Baillod-Fiaux dont le comptage occupe une position moyenne, se place parmi les moins variables.

La transformation logarithmique qui a été faite pour la deuxième partie du tableau modifie peu ce classement. Il peut être intéressant de noter en passant que si l'on omet l'empattement terminal, on ne diminue pas le coefficient de variation. Contrairement à ce que l'on pourrait attendre en raison des effectifs présents, ce site de ponte n'a donc pas un poids particulier dans la variation totale.

Le tableau 3 montre que dans un même verger les variances des méthodes (sommes des variances arbres et prélèvements divisées respectivement par le nombre d'unités primaires et secondaires) sont relativement indépendantes les unes des autres manifestant ainsi l'importance de la seconde composante (cf. tabl. 4). C'est pourquoi la sélection d'un type de prélèvement de bois de 2 ans ne présentant au plus que de petites ramifications, peut avoir une certaine influence sur la variation des résultats.

TABLEAU 3

Variance observée pour chacune des méthodes dans les différents vergers mis à l'étude
(données transformées en Log n (x + 1))

Standard deviation for each of the methods according to the different orchards
[Using log n (x + 1) transformation]

Verger	Méthodes					
	1	2	3	4	5	11
1001	1,65	0,97	0,61	0,78	—	
901	1,92	1,30	0,88	1,62	1,30	
882	0,66	0,98	1,23	1,12	0,54	
881	2,52	1,87	0,35	1,09	1,07	
701	0,85	0,62	1,15	1,01	0,75	
601	0,70	0,67	0,95	0,84	0,70	
441		0,70	0,65	0,89	1,20	0,66
332		0,54	0,71	0,87	1,06	0,50
331		0,42	1,37	0,91	1,32	0,45
201		0,58	1,03	1,02	1,81	0,65
101		0,38	0,27	0,38	0,35	0,67

TABLEAU 4

Importance comparée de la variation due aux unités primaires et secondaires dans la variance totale des méthodes
(Données transformées en Log n (x + 1))

Relative importance of the variance between trees (V_1) and between samples (V_2) in the total variation for each method
[Using log n (x + 1) transformation]

Technique	Nombre d'échantillons de dix prélèvements	V_1 = Variance interarbres (unités primaires)	V_2 = Variance interprélèvements (unités secondaires)	Rapport V_2/V_1
1	35	0,578	1,24	2,14
2	75	0,387	0,76	1,96
3	74	0,264	0,86	3,25
4	75	0,317	0,94	2,96
5	71	0,379	1,01	2,66
11	40	0,386	0,61	1,58

C'était le cas pour les cinq vergers figurant au bas du tableau 3 et l'on voit que pour les méthodes 11 et 2, la variance paraît remarquablement diminuée.

2.2. *Relations graphiques*

Bien que dans la mise au point des techniques, le but poursuivi soit l'estimation du risque au niveau de la parcelle, on comparera les résultats des différentes méthodes en prenant l'arbre pour unité. Le protocole adopté pour les recensements le permet et ceci conduit à avoir davantage de points pour calculer les régressions cherchées. D'un autre côté la population du verger est la moyenne de celles des arbres qui le

composent et on peut penser que son estimation sera d'autant plus précise que celle de chaque composant le sera aussi.

Les graphiques (fig. 2*a*-e) traduisent les relations avec l'OILB 01 prise pour réfé-

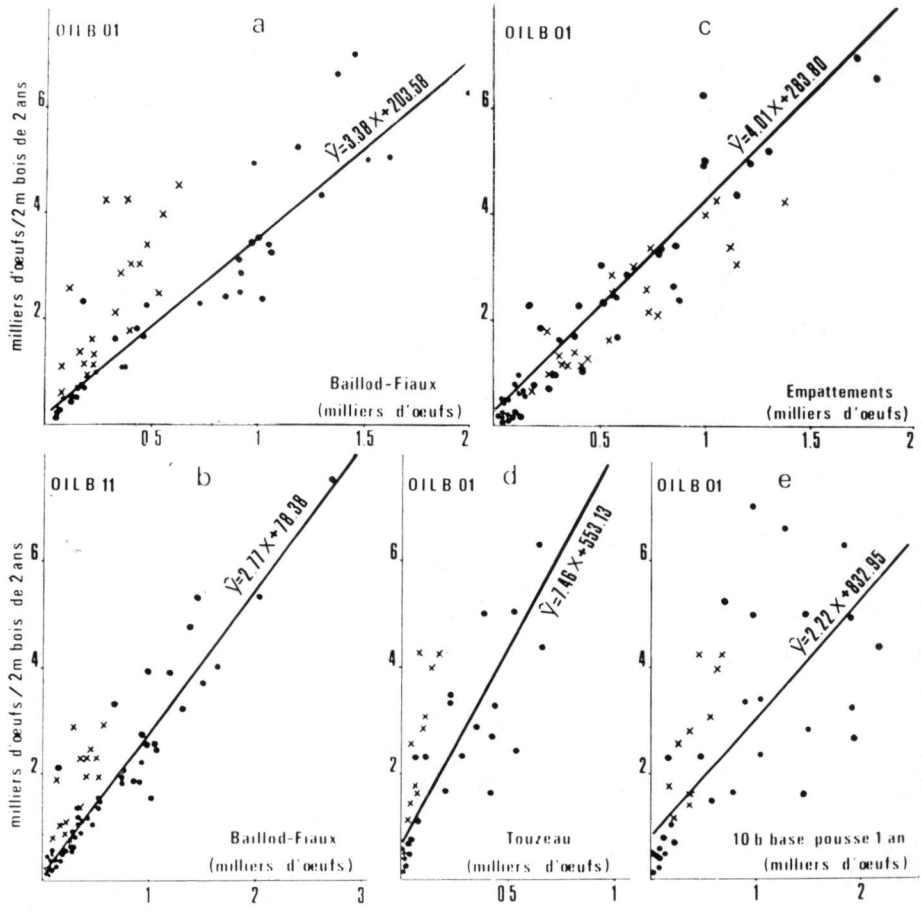


FIG. 2. — *Représentation graphique des relations entre les différentes méthodes d'estimation des populations d'œufs d'hiver de* Panonychus ulmi (× = vergers Pierreplate ; ● = autres vergers).

Graphs showing the relations of the different methods used in estimating the population level of overwintering eggs of P. ulmi (× = Pierreplate orchards).

rence et le tableau 5 donne les équations des droites de régression correspondantes. Le maximum de dispersion des points se rencontre avec la méthode 5 tandis qu'un très bon alignement caractérise les techniques 2 et 4 lesquelles ont aussi naturellement les meilleurs coefficients de corrélation. Cependant la précision avec laquelle on a déterminé les droites de régression des méthodes 3 et 5 est moins grande par suite d'un plus faible nombre de points, certains observateurs n'ayant pu en effectuer les comptages faute de matériel ou de temps.

Toutes les corrélations trouvées sont très significatives et à des niveaux comparables ; certaines sont améliorées lorsque l'on prend la méthode OILB simplifiée

TABLEAU 5

Equations de régression et coefficient de corrélation entre les différentes méthodes testées et les méthodes OILB 01 ($\hat{y}_1$) *et* OILB 11 ($\hat{y}_2$)
(On a exclu les vergers Pierreplate)

Linear regression equations and correlation coefficient of the different methods with OILB's *one* ($\hat{y}_1$) *and* OILB 11 ($\hat{y}_2$). *Pierreplate orchards have been excluded*

N°	Méthode	Nombre de couples	Coefficient de corrélation	Régression linéaire (données non transformées)
2	Baillod-Fiaux	37	0,95	$\hat{y}_1 = 3{,}38\ x + 203{,}58$
		58	0,96	$\hat{y}_2 = 2{,}77\ x + 78{,}38$
3	Touzeau	35	0,85	$\hat{y}_1 = 7{,}46\ x + 553{,}13$
		57	0,93	$\hat{y}_2 = 7{,}31\ x + 419{,}32$
4	Empattements	35	0,95	$\hat{y}_1 = 4{,}01\ x + 283{,}80$
		58	0,91	$\hat{y}_2 = 3{,}17\ x + 7{,}89$
5	10 b. base pousse 1 an .	32	0,78	$\hat{y}_1 = 2{,}22\ x + 832{,}95$
		47	0,90	$\hat{y}_2 = 2{,}08\ x + 192{,}48$
11	OILB simplifiée	20	0,99	$\hat{y}_1 = 1{,}27\ x + 23{,}43$

pour référence. Ceci peut résulter du plus grand nombre de points disponibles pour le calcul et du fait que l'élimination des chiffres correspondant aux empattements a une plus grande incidence sur les prélèvements les plus peuplés.

Des arbres appartenant aux deux vergers Pierreplate et identifiés par des croix sur les figures, ont paru se grouper de façon assez nette dans la partie gauche des graphiques 2*a*, *b*, *d*, et e. Le calcul des droites de régression correspondantes montre qu'elles se placent de façon assez différente (tabl. 6) et la comparaison des coefficients

TABLEAU 6

Equations de régression et coefficient de corrélation entre les différentes méthodes testées et les méthodes OILB 01 ($\hat{y}_1$) *et* OILB 11 ($\hat{y}_2$) (Arbres des vergers Pierreplate)

Linear regression equations and correlation coefficient of the different methods with OILB's one ($\hat{y}_1$) *and OILB* 11 ($\hat{y}_2$). *Pierreplate orchards.*

Méthode n°	Nombre de couples	Coefficient de corrélation	Régression linéaire	t de Student
2	18	0,75	$\hat{y}_1 = 5{,}80\ x + 552{,}92$	4,53
	18	0,72	$\hat{y}_2 = 4{,}10\ x + 428{,}15$	4,15
3	18	0,70	$\hat{y}_1 = 13{,}58\ x + 1045{,}14$	3,92
	18	0,57	$\hat{y}_2 = 7{,}68\ x + 935{,}7$	2,77
4	18	0,83	$\hat{y}_1 = 2{,}98\ x + 491{,}57$	595
	17	0,79	$\hat{y}_2 = 1{,}87\ x + 472{,}35$	4,99

de régression par un test t indique une différence significative au seuil $P = 0,10$. Selon leur observateur, ces arbres étaient soumis à une taille sévère, peu vigoureux et fortement attaqués par l'oïdium. Les échantillons qui en provenaient, présentaient une structure très ramifiée avec fréquemment inclusion de bois de 3 ans ou plus dans la longueur fixée pour le prélèvement OILB. Dans le § 3.1 nous reviendrons plus en détail sur l'influence de cette particularité dans l'estimation de la population mais on voit déjà qu'elle peut être importante.

Assez curieusement dans la méthode 4, la position relative des droites pour l'ensemble des vergers et pour Pierreplate se trouverait inversée. Le test t est significatif comme pour les autres cas mais on ne voit pas d'explication satisfaisante. Une étude approfondie serait donc nécessaire mais on peut penser que ceci est dû simplement au fait que la population d'œufs à ce niveau est plus variable indépendamment de celle du reste de la branche.

Si l'on compare maintenant les pentes des différentes droites, on observera que les méthodes 2, 4 et 5 (fig. 2*a*, *c*, e) sont assez peu différentes entre elles tandis que la 3e se différencie nettement, ceci se traduisant en pratique par une importante économie de travail de comptage. Par contre cette forte pente suppose un pouvoir discriminant plus faible entre niveaux de population voisins comme on peut le constater sur la figure 2*d*.

Certains observateurs ont pratiqué la méthode OILB 11 seule mais, comme il a été dit plus haut (§ 2.12) il est possible de rétablir une comparaison pour la presque totalité des vergers. Nous avons alors davantage de points pour calculer la régression avec la méthode 2 notamment. La figure 2*b* montre que si les ordonnées sont naturellement diminuées, l'allure générale du nuage de points avec en particulier le groupe Pierreplate est conservée bien qu'un examen plus fin des choses ferait apparaître des inversions dans les positions respectives des arbres. Ceci n'est évidemment pas grave lorsque l'on vise à estimer la population au niveau du verger mais montre les difficultés qu'il y a à trouver un bon échantillon.

2.3. *Comparaison avec les résultats d'autres auteurs*

Les relations déjà publiées concernent essentiellement les méthodes Baillod-Fiaux et Touzeau. Quelques observations ont été faites sur celle des empattements et, par groupement de nos résultats pour les techniques 2 et 5, des rapprochements peuvent être faits avec celle de Goonewardene et Kwolek.

Baillod et Fiaux ont figuré une relation linéaire étroite dont l'équation déduite du graphique serait approximativement $y = 68,49\ x$ (y = nombre d'œufs sur 20 cm de bois de 2 ans et x = nombre d'œufs par bourgeon) ou ce qui revient au même si l'on considère comme nous l'avons fait, Y l'effectif des pontes sur 2 m de bois de 2 ans et X celui des dix couples d'organes $Y = 3,42\ X$.

Ces coefficients représentent à peu près le nombre moyen d'obstacles ou de paires d'organes présents sur les 2 m de bois de 2 ans de la variété Golden Delicious notamment. L'exactitude de cette correspondance est évidente lorsque l'échantillonnage est pratiqué, comme ils le proposent, en choisissant des branchettes peu ramifiées. Il est surprenant mais intéressant de remarquer que même lorsque l'on a affaire à des échantillons mixtes comprenant une part non négligeable de bois ramifiés, la relation reste valable dans l'ensemble malgré les concentrations d'œufs qui peuvent se ren-

contrer sur les empattements des fortes pousses de l'année. Nous avons trouvé en effet :

$$Y = 3{,}38\ X + 203{,}58.$$

A la valeur du coefficient b près, plus ou moins compensé d'ailleurs par des différences sur les décimales de a, pente de la droite, l'estimation des populations paraît donc bonne quel que soit le verger étudié et avec une certaine souplesse dans le protocole de prélèvement.

Dans la description de sa méthode, Touzeau (1973) indique la correspondance de 55 œufs par bourgeon avec cinq mille œufs pour 2 m de rameau de 2 ans. De son côté Sondey (1976) a trouvé en Bourgogne la relation suivante :

$$Y = 20{,}2\ Z + 42{,}7$$

(Z = nombre d'œufs sur les bourgeons 1 et 2 de la base de la pousse de l'année).

Même si la valeur de référence Y correspondait à un échantillon OILB considéré sans l'empattement du bois d'un an, ce qui n'est pas précisé, on voit que les deux relations sont loin d'être équivalentes. Le coefficient de variation reste d'ailleurs très fort : 136 p. 100 de la moyenne. Nos propres résultats se situent donc plus près de ceux de Touzeau bien que la pente de la droite représentative soit plus élevée.

Sondey (*ibid.*) a également testé la méthode des empattements et trouve l'équation :

$$Y = 9{,}1\ X - 51.$$

Nous observons là aussi une différence avec nos chiffres mais plus faible que pour la précédente. Par contre le coefficient de variation moyen atteindrait 250 p. 100 ce qui est bien supérieur à nos valeurs.

La technique proposée par Goonewardene et Kwolek (1975) apparaît beaucoup plus complexe et du point de vue du travail de comptage ne semble pas présenter d'avantages appréciables sur la méthode OILB simplifiée. En effet, l'addition des résultats que nous avons obtenus avec les méthodes 2 et 5, correspond assez bien avec son principe : 10 yeux du bois de l'année + trois yeux sur le bois de 2 ans. D'après nos graphiques, au niveau quatre mille œufs par la technique 11, la somme (2) + (5) donne trois mille neuf cents œufs. En ce qui concerne le recensement sur les dix yeux du bois de l'année nous n'avons pas d'élément de comparaison.

III. — Influence de quelques facteurs sur la variabilité des méthodes

Cette étude montre qu'avec des coefficients de corrélation de l'ordre de ou supérieurs à 0,8, toutes les méthodes permettent d'obtenir une estimation correcte de la population servant de référence mais que cette dernière devrait être elle-même mieux définie. En effet avec le protocole habituel d'échantillonnage mais par le jeu de la conduite de l'arbre et de facteurs personnels du choix de l'observateur nous voyons apparaître trois sortes d'échantillons : ceux qui portent de fortes ramifications, ceux qui sont peu ou non ramifiés, enfin ceux des arbres « Pierreplate ». Les relations entre les méthodes subissent des variations dans les 3 cas. Naturellement les deux premiers types auraient dû entrer dans l'échantillon en proportion de leur fréquence sur l'arbre et la sélection de l'un d'eux a introduit un biais qui est le fait de l'obser-

vateur. Pour le 3e, le problème est différent et posé par la fixation d'une longueur donnée pour le prélèvement.

Nous examinerons ces différents points car ils permettent de mieux définir le mode d'échantillonnage et une meilleure interprétation des résultats.

3.1. *La structure du prélèvement et l'importance de la population sur la branche*

3.11. *La longueur standard du prélèvement et son incidence*

En fixant à 20 cm la longueur de bois de 2 ans ou plus prélevée, on amenait les expérimentateurs travaillant sur des arbres peu vigoureux ou taillés sévèrement à inclure des zones pouvant constituer des sites préférentiels de pontes. Tel est le cas notamment des transitions entre parties du rameau d'âge différent et dont la structure rappelle celle des empattements. Le tableau 7 montre que pour l'ensemble des échan-

TABLEAU 7

Nombre d'œufs déposés sur le vieux bois et proportion par rapport au comptage total OILB *dans le cas de deux vergers différents*

Numbers of eggs laid on the oldest parts of the twig and their proportion to the OILB'S method total counts in two differents orchards

Verger	Comptage OILB pour 2 m de bois	Population présente sur les empattements de					
		2e année	p. 100	3e année	p. 100	4e année	p. 100
St Clément la Rivière (34) 1974							
60 prélèvements ramifiés pris au hasard ...	10 141	681	6,7	—	—	—	—
Pierreplate (78) 1973							
10 prélèvements par arbre no 1	618	36	5,82	4	0,64	1	0,16
2	1 111	245	22,05	116	10,44	—	—
3	1 259	52	4,13	—	—	—	—
4	2 075	266	12,82	43	2,07	—	—
5	3 046	209	6,86	—	—	—	—
6	3 392	319	9,40	72	2,12	60	1,8
Proportion moyenne ..			10,18		2,54		0,36

tillons d'un verger la proportion moyenne des œufs déposés à ces différents points représente habituellement 5 à 10 p. 100 mais qu'au niveau des arbres elle peut atteindre 30 p. 100. Ainsi, tandis que la densité moyenne de population sur le bois de 2 ans proprement dit ne change pas, donc pour des abscisses déterminées des différentes méthodes, les valeurs OILB portées en ordonnées pour ces échantillons seront sensiblement plus élevées.

On peut noter que la droite représentative ne subit pas une simple translation mais voit au contraire sa pente augmenter (tabl. 6), ce qui peut signifier que lorsque la population augmente le nombre d'œufs déposés sur le bois âgé de plus de 2 ans croît davantage. Ce phénomène paraît très vraisemblable (cf. §1.1) mais l'absence de données quantitatives sur ce sujet oblige à rester au stade des hypothèses.

3.12. *Influence du degré de ramification sur le volume des pontes.*

Etant donné que les populations des formes estivales de *P. ulmi* se développent principalement sur les pousses de l'année, il faut s'attendre à ce que le dépôt des œufs observé sur le bois plus ancien soit assez différent selon son degré de ramification. Le tableau 8 donne l'exemple de deux vergers conduits l'un en haie fruitière

TABLEAU 8

Comparaison des niveaux de population et de leur variabilité sur les différents organes en fonction de la structure du prélèvement (SC = St Clément la Rivière 1974 ; G = Barthelasse G1 1977). Dans chaque cas, 2 prélèvements de chaque type sur 30 arbres excepté pour les échantillons ramifiés SC (8 arbres seulement)

Population level of P. ulmi *overwintering eggs and its variation on the different organs in relation to the structure ramified or unramified of the twig. In each case, two samples of each type have been picked out of 30 trees except for SC ramified samples* (8 *trees only*)

Méthodes	Verger	Echantillons ramifiés			Echantillons non ramifiés		
		Moyenne	Variance (1)	CV p. 100 (1)	Moyenne	Variance (1)	CV p. 100 (1)
01	SC	**11 548**	0,087	9,98	**3 810**	0,097	12,35
	G	**4 572**	0,357	25,27	**2 323**	0,466	34,30
2	SC	**1 774**	0,094	14,29	**1 185**	0,102	16,08
	G	**876**	0,297	32,30	**458**	0,341	42,68
4	SC	**2 365**	0,191	19,8	**491**	0,187	29,02
	G	**886**	0,436	41,1	**513**	0,394	45,76
3	SC	**855**	0,242	28,97	**233** (2)	0,140 (2)	30,00
	G	**172**	0,368	66,57	**151**	0,306	67,4
5	SC	**3 065**	0,124	14,95	**1 029** (2)	0,124 (2)	18,57 (2)
	G	**861**	0,451	42,86	**573**	0,405	46,80

(1) Sur données transformées en Log n(x + 1).
(2) Sur 44 prélèvements seulement au lieu de 60.

palissée (St Clément la Rivière), l'autre en forme plein vent (La Barthelasse) et dans lesquels on a constitué des échantillons-standard sur les mêmes arbres mais en prenant systématiquement l'un ou l'autre type de prélèvement. On obtient ainsi une différence de 1 à 2 ou 3 entre les deux comptages totaux sur le bois de 2 ans ce qui vérifie l'hypothèse faite.

La façon dont ces variations des populations de référence sont reflétées par les autres organes étudiés, peut s'analyser en comparant leurs taux d'accroissement respectifs et leurs coefficients de variation. L'augmentation des pontes sur les paires de coursonnes et sur les prélèvements de dix yeux de la pousse de l'année correspond assez bien tandis que la relation est plus lâche dans le cas des empattements ou des deux yeux de la base du rameau de l'année. Il y a malgré tout nettement plus d'œufs à tous les niveaux sur les prélèvements ramifiés que sur ceux qui ne le sont pas, et l'accroissement se répartit donc entre les différents obstacles.

En ce qui concerne le coefficient de variation, la comparaison des colonnes

montre qu'il est plus élevé pour tous les organes des bois non ramifiés malgré leur peuplement plus faible. La transformation log (x + 1) a donc l'effet attendu sur l'indépendance de la variance vis-à-vis de la moyenne et la comparaison entre organes le confirme. On voit que parmi ceux-ci, les paires de coursonnes ont le coefficient de variation le plus faible bien que nettement supérieur à celui du bois de 2 ans. Aussi bien dans les prélèvements ramifiés que dans ceux qui ont une structure simple, le classement des méthodes s'établirait de la façon suivante dans le sens de la variation décroissante :

Touzeau > empattements ⩾ 10 yeux > Baillod > OILB 01.

On retrouve donc bien les résultats du tableau 2 en confirmant la variabilité intrinsèque de chacune. Cependant un coefficient de variation de 100 p. 100 ou plus résulte, comme on peut le voir, du mélange des prélèvements de structure différente et dont les populations varient du simple au double ou plus. Aussi le choix d'un type déterminé peut le réduire considérablement comme on l'avait supposé pour les vergers du bas du tableau 3 mais oblige à s'interroger sur l'exactitude de l'estimation du niveau de population.

3.2. *Comparaison des régressions calculées pour chaque sorte d'échantillon*

Puisque les rapports des populations des différents organes sont modifiés selon la structure ramifiée ou non du prélèvement, il était intéressant de voir plus systématiquement comment évoluaient les relations des différentes méthodes et où se situaient par rapport à elles, les équations précédemment établies. Les calculs faits ont donné les équations du tableau 9. Deux techniques conduisent à des relations voisines vis-à-vis

TABLEAU 9

Comparaison de la valeur du coefficient angulaire a, *de l'ordonnée à l'origine* b *des droites de régression et du taux de corrélation* r *pour les différentes méthodes appliquées à des prélèvements ramifiés* (R) *ou non* (NR), *la méthode* OILB 01 *étant prise pour référence*
SC = St-Clément-la-Rivière 1974 ; G = La Barthelasse G_1 1977 ; E = Enquête

Comparison of the values for a : slope of the regression line, b : y-intercept and r : correlation level for the different methods applied to ramified samples (R) *and unramified* (NR) *taking* OILB 01 *as a reference*

Méthodes		2		3		4		5	
Type de prélèvement		NR	R	NR	R	NR	R	NR	R
	SC	2,82	3,51	9,77	—	4,95	3,04	2,6	—
a	G	3,79	4,42	8,23	19,45	4,19	4,73	2,75	4,56
	E	3,38		7,46		4,01		2,22	
	SC	145,3	245,56	270,46	—	362,59	637,67	193,35	—
b	G	8,75	105,68	212,4	242,1	33,68	74,74	149,9	128
	E	203,58		553,13		283,80		832,95	
	SC	0,88	0,58	0,71	—	0,86	0,77	0,82	—
r	G	0,95	0,74	0,86	0,82	0,93	0,95	0,88	0,77
	E	0,95		0,85		0,95		0,78	

de l'OILB 01 quelle que soit la structure du prélèvement : celle de Baillod-Fiaux et celle des empattements. Au contraire on remarquera que le doublement de la pente des droites de régression concernant les méthodes Touzeau et des dix yeux de la base de la pousse de l'année traduit le fait que la population de celle-ci augmente proportionnellement plus que le nombre d'œufs présents sur le bois de 2 ans lorsque l'on a affaire à des échantillons ramifiés.

Les méthodes 2 et 4 seraient donc applicables de façon plus générale avec un coefficient unique de multiplication sans avoir à tenir compte de la structure du prélèvement étudié. Les coefficients angulaires et l'ordonnée à l'origine des droites précédemment déterminées et qui doivent correspondre à un degré moyen de ramification se situent bien entre les deux extrêmes ainsi définis et peuvent être considérés d'autant plus probables que la fourchette est plus étroite. Comme on pouvait s'y attendre, celle de la méthode Touzeau est la plus large et par conséquent il semble difficile de choisir une valeur commune adéquate pour le coefficient de régression. On peut observer que nos résultats se rapprochent cette fois de ceux de Sondey (1976) notamment pour les échantillons ramifiés.

Le fait que pour l'ensemble des vergers examinés l'on ait obtenu pour les méthodes 3 et 5 une pente des droites en deçà de la fourchette déterminée ici tandis que les ordonnées à l'origine sont très supérieures traduit probablement l'incertitude sur leur position exacte vu la forme du nuage de points surtout groupés vers les valeurs faibles ou très dispersées.

Il faut remarquer que, dans cette étude détaillée de l'influence de la structure du prélèvement, on en a pris seulement 2 par arbre mais sur 30 arbres et que les coefficients de corrélation restent très comparables aux précédents, certains (méthode 5) ayant même légèrement augmenté.

Discussion

Le haut niveau de corrélation trouvé entre les quatre techniques mises à l'étude et la méthode OILB prise comme référence montre que pour l'estimation des pontes d'hiver de *Panonychus ulmi*, il est inutile de procéder aux comptages laborieux qu'entraîne cette dernière ou celle de Goonewardene et Kwolek (1975) qui en est très voisine.

Sur le plan de la constitution des échantillons, elles apparaissent toutes également faciles à mettre en œuvre et sans conséquence pour l'arbre même si, à première vue, les prélèvements du bois de l'année paraissent préférables du fait qu'ils portent sur des organes nombreux faciles à prélever et normalement éliminés en grande partie à la taille. On a signalé cependant que, pour certaines variétés, l'application de la méthode Baillod-Fiaux n'est possible que pour des parties de la branche d'âge supérieur à 2 ans. En effet la différenciation des coursonnes a lieu plus ou moins précocement selon les cultivars (Bernhard, 1961). Pour ces cas particuliers, il serait donc possible de substituer une des autres techniques.

En ce qui concerne la relation avec la méthode de référence, les techniques se séparent bien en deux groupes et tout naturellement on observe un niveau de corrélation plus élevé parmi celles qui représentent simplement un sous-échantillonnage du prélèvement de bois de 2 ans, c'est à dire Baillod-Fiaux et empattements. Celles

qui s'adressent au bois de l'année sont donc liées d'une façon un peu plus lâche mais permettraient cependant d'obtenir une estimation suffisante. Contrairement à l'hypothèse de départ, le fait de prendre un plus grand nombre d'yeux à la base du rameau n'améliore pas la précision de façon sensible. De plus, aux niveaux élevés de population, elle semble entraîner des dénombrements plus importants et dans tous les cas augmente le temps nécessaire aux contrôles du fait de la longueur de bois à examiner.

Il nous reste donc trois méthodes entre lesquelles le choix pourra se faire en fonction de l'importance et de la difficulté du travail de comptage. Celui-ci résulte du nombre de prélèvements nécessaires pour déterminer le degré d'infestation de la parcelle avec une précision donnée et de la facilité d'examen des organes choisis. Ce dernier point joue en faveur des techniques utilisant les yeux ou les dards car tous ceux qui ont eu à dénombrer les pontes de *P. ulmi* savent combien il est plus difficile de le faire sur les empattements du fait de leur groupement serré parfois en plusieurs couches imbriquées. Or nos résultats montrent que pour un même niveau de la méthode de référence OILB, le travail total de comptage sera le même qu'avec la méthode Baillod-Fiaux.

Le même raisonnement conduirait donc à préférer la technique de Touzeau si celle-ci n'avait pas un coefficient de corrélation avec l'OILB nettement moindre que celle des dards. Evidemment le critère choisi, bien qu'il soit le plus commode pour cette première étude, est contestable puisqu'il apparaît que le passage à l'estimation de la population de l'arbre et *a fortiori* du verger n'est pas aussi automatique que l'on pouvait le penser. En particulier, si des études montraient que le bois de plus de 2 ans porte une fraction importante des pontes, son pouvoir discriminant déjà faible puisque la pente de la droite de régression est très forte et que la dispersion des points autour d'elle est également importante, pourrait devenir insuffisant.

Au contraire, il semble *a priori* que ces défauts soient moins probables avec la méthode Baillod-Fiaux. D'après nos résultats elle apparaît d'ailleurs la plus fiable quelles que soient les conditions de milieu et de structure de l'échantillon bien que le nombre malgré tout forcément limité des observations oblige à une certaine prudence. Il convient de souligner que du fait de l'importance éventuellement non négligeable de la fraction des pontes qui peuvent se trouver sur du bois ancien, et de la différence de population totale entre prélèvements ramifiés et non ramifiés, le coefficient 3-3,4 qui s'applique surtout aux derniers, a plutôt tendance à donner une sous-estimation. Pour cette raison et parce que la répartition des pontes entre les dards est fonction de leur taille, il est important de se conformer exactement au protocole des auteurs qui recommandent de choisir un des dards les plus développés du prélèvement avec celui qui le précède ou le suit.

Faut-il alors inclure des branches ramifiées dans l'échantillon et dans quelle proportion ? Le protocole de la méthode OILB le préconisait en demandant qu'il soit représentatif de la structure de l'arbre ce qui est conforme aux principes statistiques mais peut être difficile à réaliser sur le terrain. On peut d'ailleurs remarquer que l'examen des dards ou bourgeons n'est pas plus difficile dans le cas des prélèvements ramifiés et qu'il n'y a donc pas de raison sérieuse de constituer l'échantillon standard avec uniquement l'autre type de rameau ce qui aurait tendance à faire sous-estimer les populations. De la même façon, si l'on utilise la méthode Touzeau, on aura intérêt à choisir des pousses vigoureuses qui sont généralement issues de bois ramifié.

En ce qui concerne le nombre d'arbres et d'organes par arbre devant être exa-

minés pour connaître le degré d'infestation de la culture avec une précision donnée, on pouvait souhaiter que cette étude conduise à établir des normes statistiquement mieux définies. Les questions encore insuffisamment élucidées qui ont été évoquées ci-dessus montrent que pour le moment c'est impossible. De plus, l'asymétrie des distributions d'échantillonnage des prélèvements rendait les techniques usuelles d'analyse de la variance inapplicables.

Conclusions

Dans la surveillance des populations d'œufs d'hiver de *Panonychus ulmi*, nous devons donc pour le moment nous contenter d'évaluer comme par le passé un ordre de grandeur mais au moyen de techniques plus rapides et moins pénibles. Le choix entre les méthodes Baillod-Fiaux et Touzeau dépendra surtout des préférences de l'utilisateur tant que nous ne serons pas parvenus à définir le plan d'échantillonnage assurant un certain niveau de précision avec une probabilité connue. Les résultats exposés ici montrent que, de toute manière, on a intérêt à augmenter le nombre d'arbres sur lesquels se font les prélèvements en diminuant le nombre de ceux-ci sur chacun.

Il faut remarquer d'ailleurs que, dans la pratique, on peut poursuivre des objectifs justifiant éventuellement des approches différentes :

— soit chercher une bonne estimation de la population réelle des œufs d'hiver d'une parcelle ou d'une série d'arbres quel que soit le niveau d'infestation, problème qui a été abordé ici principalement ;

— soit vouloir seulement connaître comment se situe la population par rapport au seuil de tolérance, la précision de la mesure n'étant nécessaire que pour les valeurs qui encadrent ce dernier. Comme la réponse est de type binômial, l'analyse mathématique devient plus simple. Il faut cependant tenir compte du fait que les seuils sont différents dans les régions septentrionales et méridionales.

De toute manière, il est important de mieux apprécier le degré de représentativité de l'échantillon prélevé et par conséquent il convient de poursuivre l'étude de la répartition des pontes sur l'arbre et dans la culture.

Reçu pour publication en juillet 1978.

Summary

Estimating the number of overwintering eggs of european red mite Panonychus ulmi *on apple-trees*

I. — A comparison of present methods with remarks on some factors influencing their variation

Since the original Vogel and Bachmann method (1956) modified into the OILB's one (1969) various simplifications have been proposed intending to spare work and time necessary for infestation level assessment. Among them four have been selected and tested using OILB's as a reference :

1) pairs of spurs on two-year old wood following Baillod and Fiaux (1975) ;

2) basal pairs of buds on one-year-old wood according to Touzeau (1973) ;
3) bud scale scar ;
4) first ten buds at the base of the one-year twig.

The test-method involved sampling of ten branches of old wood (2 years old or more) cut at a length of 20 cm from their apices and ten twigs of the year per tree. 5 trees were so sampled in each of twelve orchards belonging mainly to the Golden Delicious variety.

Coloured eggs only were counted and recorded for the total of old and new wood and for the different other places studied.

Results show that in spite of great-variations in each of the methods there is a high rank of correlation with OILB's reference. So the later which is tedious and time-consuming may be adequately replaced by Baillod-Fiaux' or Touzeau's ones.

Some factors responsible for results' variations have been pointed out particularly concerning the structure of the sample and it appears that we need further information on the distribution of eggs along the branches especially in case of high populations. So at present we cannot rule a sampling plan that should give the infestation level with good precision. We can get only an approximate but more easily than in the past.

Références bibliographiques

BAILLOD M., FIAUX G., 1975. Description d'une méthode simplifiée pour le contrôle des œufs hivernants de l'acarien rouge des arbres fruitiers (*P. ulmi* Koch) en verger de pommier. *St. fédér. Rech. agro. Changins, Rapp. int. non publ.*, 5 p.

BERNHARD R., 1961. Mise à fruits et alternance chez les arbres fruitiers. *C. R.* 91e *Cong. Soc. pomol. Fr., Paris*, 6-9 oct. 1960, 91-112.

BHATTACHARYYA G. K., JOHNSON R. A., 1977. Statistical Concepts and Methods. Wiley, New York, 624 p.

BLAIR C. A., GROVES J. R., 1952. Biology of the fruit tree red spider mite *M. ulmi* (Koch.) in South-East England. *J. hort. Sci.*, **27,** 14-43.

COCHRAN W. G., 1963. Sampling techniques. Wiley, New York, 413 p.

GOONEWARDENE H. F., KWOLEK H. F., 1975. Sampling dormant apple twigs to estimate the density of eggs of the European Red Mite. *Environ. Entomol.*, **4,** 923-928.

GOONEWARDENE H. F., WILLIAMS E. B., KWOLEK W. F., McCABE L. D., 1976. Resistance to European red mite, *Panonychus ulmi* (Koch) in apple. *J. amer. Soc. hort. Sci.*, **101,** 532-537.

GÜNTHART E., 1943. Uber Spinmilben und deren natürliche Feinde. *Bull. Soc. entomol. Suisse*, **19,** 279-308.

JACOB N., 1965. Recherches sur la distribution spatiale dans la dynamique des populations du bryobe des arbres fruitiers (*Bryobia rubrioculus* Scheut.). *Boll. Zool. agric. Bachic* (Ser. II), **7**, 87-99.

IWAO S., KUNO E., 1968. Use of the regression of mean crowding on mean density for estimating sample size and the transformation of data for the analysis of variance. *Res. Popul. Ecol.*, **10,** 210-214.

KARG W., 1971. Eine statistisch begrundete Schnellbonitur zur Ermittlung der Bekämpfungsnotwendigkeit der Obstbaumspinnmilbe (*Panonychus ulmi* Koch) und ihre Bedeutung für den Pflanzenschutz im Apfelanbau. *Nachricht. Pflanzenschutzdienst D.D.R.*, **25,** 224-228.

KARG W., BURTH U., RAMSON A., 1973. Der Einfluss von Fungiziden auf das Auftreten von Spinnmilben und anderen blattbewohnenden Milbengruppen in Apfelanlagen. *Nachrichtenbl. Pflanzenschutzdienst DDR*, **27**, 169-175.

LESKI R., PREDKI S., 1964. Investigations on the biology of european red mite *Panonychus ulmi* Koch (*Acari, Tetranychidae*). *Polskie Pismo Entomol.* Ser. B 3-4 (35-36), 157-188.

O.I.L.B., 1969. Introduction à la lutte intégrée en vergers de pommiers. Broch. nº 1, 64 p.

SEKITA N., YAMADA M., 1973. Applicability of a new sequential sampling method in the field population surveys. *Appl. Entomol. Zool.*, **8,** 8-17.

SNEDECOR G. W., COCHRAN W. G., 1957. Méthodes statistiques. *ACTA Ed. Paris*, 1971, 334-378.

SONDEY J., 1976. Comparaison des méthodes de prognose hivernale utilisées sur vigne et sur pommier pour déterminer les seuils de nuisibilité concernant les œufs d'hiver de *Panonychus ulmi*. *Observ. Trav.* 1975, *Serv. P. V. Fr.*, **6,** 67-73.

SOUTHWOOD T. R. E., 1968. Ecological methods. 2nd ed. *Methuen, London*, 391 p.

TOUZEAU J., 1973. La répartition des œufs d'hiver de *Panonychus ulmi* sur arbres fruitiers et propositions concernant la prognose hivernale. *ACTA Note d'Inform.*, 11, 5-9.

VOGEL W., BACHMANN F., 1956. Die Astproben-Untersuchung als Prognose-methode für das Auftreten wichtiger schädlinge im Obstbau. Nº 57 Mitt. Eidg. Versuchanstalt 1. O.W. u. Gartenbau im Wadenswil.

Ann. Zool. — Ecol. Anim., 1978, **10** (3), 483-505.

Biologie des pucerons des céréales dans l'Ouest de la France

I. — Répartition et évolution des populations de *Sitobion avenae* F., *Metopolophium dirhodum* Wlk, et *Rhopalosiphum padi* L., de 1974 à 1977 sur blé d'hiver dans le bassin de Rennes

C. A. DEDRYVER

avec la collaboration technique d'Augustine GELLÉ
Laboratoire de Recherches de la Chaire de Zoologie, Centre de Recherches de Rennes INRA-ENSA
65, *rue de Saint-Brieuc*, 35042 *Rennes Cedex*

Résumé

Dans l'Ouest de la France, les pucerons des céréales, *Rhopalosiphum padi*, *Metopolophium dirhodum* et *Sitobion avenae* sont anholocycliques et l'évolution de leurs populations a été suivie près de Rennes de 1974 à 1977 sur blé d'hiver. Il ressort de cette étude que le rôle de la température semble surtout important en hiver en permettant ou non le maintien des pucerons et de leurs différents organismes parasites à l'état actif, et que les auxiliaires n'arrivent à contrôler efficacement les populations que lorsqu'ils sont présents en quantité suffisante tôt en saison. Trois cas différents d'évolution de populations sont discutés.

Trois espèces de pucerons sont fréquentes sur céréales à pailles dans la moitié nord de la France, il s'agit de *Rhopalosiphum padi* L., *Metopolophium dirhodum* Wlk. et *Sitobion avenae* F., que leurs pullulations font considérer depuis quelques années comme des déprédateurs non négligeables de ces cultures. *M. dirhodum* qui est très fréquent, est rarement considéré, peut-être à tort (Wratten, 1975) comme un ravageur important. *R. padi* paraît nuisible à deux périodes du cycle végétatif des céréales : tout d'abord il peut transmettre le virus de la jaunisse nanisante de l'orge au cours de l'hiver (Bayon, 1976 ; Lapierre, 1976), ensuite il est responsable de dégâts directs au moment de la montaison (Stern, 1967 ; Dedryver *et al.*, 1977). Enfin *S. avenae* est susceptible de former d'importantes colonies essentiellement visibles lorsqu'elles se développent sur épis, et d'entraîner dans certains cas des baisses de rendement non négligeables bien que souvent difficilement dissociables de celles dues à d'autres causes (Anglade, 1969 ; Remaudière *et al.*, 1976).

Dans l'Ouest de la France, la biologie de ces pucerons diffère de celle observée dans des régions plus continentales telles que l'Allemagne de l'Est (Müller, 1964 ; Wetzel et Freier, 1975) ou même l'Alsace (Bouchery, comm. pers.) car leurs popula-

tions y sont très largement, voire totalement anholocycliques (Dedryver et Robert, en prép.). Cette hivernation sous forme d'individus mobiles entraîne le maintien de relations constantes pendant toute l'année entre les pucerons, leur plante-hôte herbacée et leur cortège parasitaire, déjà décrites chez *Capitophorus horni* Börner (Robert, 1969 ; Robert *et al.*, 1972). Ces relations sont susceptibles de modifier profondément l'évolution des populations.

Nous avons entrepris depuis 1974 l'étude de telles interrelations sur les pucerons des céréales dans le but de rationaliser à l'avenir la lutte contre ces pucerons dans l'Ouest de la France.

Matériel et méthodes

De 1974 à 1977 des observations ont été réalisées dans une parcelle de blé d'hiver, variété « CHAMPLEIN », située à 10 km à l'ouest de Rennes, sur le domaine de l'I.N.R.A. du Rheu. Ces observations serviront de base pour notre étude ; cependant d'autres relevés de populations de pucerons ont également été effectués ailleurs en Bretagne. En 1975 dans quatre parcelles de la région de Réguiny-Moréac (Morbihan) à 100 km à l'Ouest de Rennes, en 1976 dans une parcelle située à Plonevez-Porzay (Finistère) à 200 km à l'Ouest de Rennes (Dedryver, en prép.) et en 1977 dans deux champs proches de la Chapelle-Thouarault (Ille-et-Vilaine) à 15 km de Rennes. Les observations dans ces parcelles nous ont fourni des résultats complémentaires relatifs à la distribution des pucerons ainsi qu'à l'action des auxiliaires dont il sera essentiellement fait état dans la deuxième partie de ce travail (Dedryver et Rabasse, en prép.).

Pour ces 4 années nous avons disposé des données climatiques fournies par le poste météorologique du Rheu situé à quelques centaines de mètres des parcelles.

Evaluation des populations

La méthode est la même de 1975 *à* 1977 : les prélèvements sont échelonnés le long de « transects ». Pour chaque prélèvement élémentaire tous les talles sont coupés au ras du sol sur une longueur de rang de 30 cm, l'ensemble est collecté dans un sachet de polyéthylène et stocké à 2 °C au laboratoire en attendant la récupération des pucerons. A partir de l'épiaison les épis sont séparés, au champ, du reste de la plante et récupérés séparément. *Le « prélèvement élémentaire », ainsi défini, sera considéré comme l'unité d'échantillonnage.*

Le nombre de lignes de prélèvements (transects) est variable selon les années, la superficie du champ et l'importance de l'infestation : trois en 1975, deux en 1976, leur nombre passant en 1977 de six en début de saison à deux à la fin de celle-ci, en fonction de l'accroissement des populations. Il y a toujours un transect au milieu du champ et un autre à 10 m du bord.

Pour chaque transect des prélèvements élémentaires ont été faits tous les 20 m (1975) ou tous les 10 m (1976 et 1977).

Les prélèvements tout d'abord bimensuels, sont devenus hebdomadaires de la fin avril à la fin juin.

Cette méthode d'estimation des populations est inspirée de celle employée par Dean et Luuring (1970) et s'avère efficace même lorsque les pucerons sont peu nombreux, ce qui a été le cas en 1975 et 1976.

En 1974 la méthode employée avait été différente : soixante talles étant récupérés chaque semaine pendant un mois, au hasard, le long d'un transect situé au milieu du champ.

En 1977, le nombre et la position des pucerons ont été notés *visuellement* au champ, sur des échantillons de vingt talles consécutifs pris isolément : ces observations, hebdomadaires, ont permis d'apporter des renseignements supplémentaires sur la répartition spatiale des aphides.

Détermination des pucerons

Elle se fait en alcool, à la loupe binoculaire : les adultes et stades larvaires âgés de *R. padi*, *M. dirhodum* et *S. avenae* sont séparés. En ce qui concerne les autres espèces de pucerons occasionnellement rencontrées (essentiellement *Sitobion fragariae* Wlk. et *Metopolophium festucae* Wlk.) seuls les adultes ailés sont déterminés. Dans ce travail *M. dirhodum* et *M. festucae* d'une part, *S. avenae* et *S. fragariae* d'autre part ont été rassemblés.

Les pucerons visiblement parasités (« momies ») sont mis en éclosoirs individuels afin de recueillir les hyménoptères adultes. Le pourcentage de parasitisme est calculé à partir du nombre total de momies pleines. Les pucerons, morts de mycose au moment de la récupération des aphides sont recueillis séparément. L'identification, au microscope, des espèces d'*Entomophthora* responsables des mycoses (Dedryver et Rabasse, en prép.) est faite sur des cadavres ayant sporulé, selon une méthode déjà décrite (Dedryver, 1978). Tous les pucerons mycosés ont été examinés un par un.

Les courbes de vol des pucerons ailés ont été obtenues à partir de données de piégeage en bac jaune, à Rennes (Robert *et al.*, 1974 ; Robert et Rouze Jouan, 1975).

Le stade végétatif du blé est repéré en 1975, 1976 et 1977, selon l'échelle de Feekes (Large, 1955).

Le climat

Sur la figure 1 sont représentés : pour 1974, 1975, 1976 et 1977 :

— les excédents (ou les déficits) des sommes mensuelles des températures supérieures à 0 °C, par rapport à la moyenne de ces sommes calculée sur 10 ans (1966-1976) ;

— le nombre de jours de gelée par mois ;

— les pluviométries mensuelles totales.

Les températures

— *En* 1974, *l'hiver et le printemps sont anormalement doux* : les sommes de températures mensuelles sont excédentaires par rapport à la moyenne, de janvier (+ 60 °C) à juin ; et le nombre de jours de gel faible. Juillet est par contre frais.

— *En* 1975, *le début de l'hiver est très doux* (le mois de décembre est le plus « chaud » depuis 10 ans avec un excédent de plus de 100 °C par rapport à la moyenne) jusqu'en février, puis *la fin de l'hiver et le début du printemps sont froids* (un refroidissement brutal intervient au mois de mars, marqué par un net déficit de température qui se poursuit en s'atténuant en avril et mai). Enfin *la fin du printemps* (juin) *et le début de l'été* (juillet) *sont chauds*.

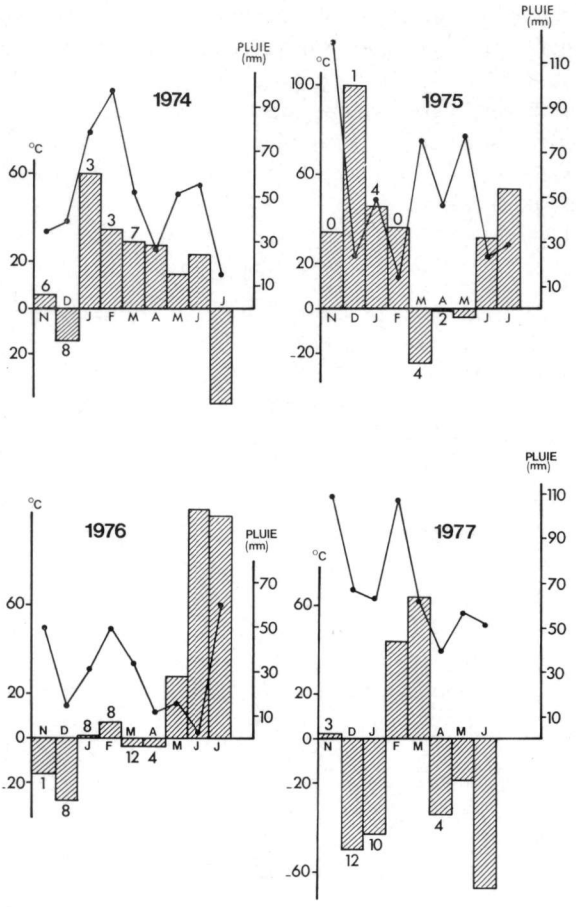


FIG. 1. — *Principaux paramètres du climat de* 1974, 1975, 1976 *et* 1977 :

- Excédents (ou déficits) des sommes mensuelles des températures moyennes supérieures à 0 °C, par rapport à la moyenne calculée sur 10 ans (1966-1976) de ces sommes (Histogrammes).
- Nombre de jours de gelée par mois (en chiffres).
- Pluviométrie mensuelle totale (courbe).

— *En* 1976, *l'hiver et le début du printemps sont froids* : si février est légèrement plus doux que la moyenne, novembre et décembre d'une part, mars et avril d'autre part, sont nettement déficitaires en température : *le réchauffement printanier est tardif*, il commence en mai pour se poursuivre par les très fortes températures des mois de juin et juillet.

— En 1977, le début de l'hiver est nettement plus froid que la moyenne des années 1966-1976, par contre on assiste à *un réchauffement très net en février-mars*. A partir du mois d'avril les températures sont déficitaires, le déficit est maximum en juin (— 67 °C par rapport à la moyenne du mois) : *le printemps est froid dans son ensemble*.

La pluviométrie

La pluviométrie hivernale est importante en 1976-1977, moyenne en 1973-1974,

faible en 1974-1975 et 1975-1976. Le printemps est pluvieux en 1974, mais surtout en 1977 où il tombe 50 mm de pluie en juin. L'année 1976 est caractérisée par un printemps très sec.

Evolution des cultures

Les pluies importantes de l'automne 1974 ont, dans le Bassin de Rennes comme ailleurs, contrarié les pratiques culturales pré-hivernales. Les semis de blé d'hiver ont été très échelonnés et les résidus de cultures, en particulier les repousses de blé et d'orge habituellement retournées en hiver, n'ont été supprimés qu'au printemps 1975 (mars-avril).

Les conditions climatiques de l'hiver 1975-1976 ont été bien meilleures, les semis de blé d'hiver ayant généralement été effectués entre la fin octobre et le 15 novembre. Les repousses ont été retournées dès le mois de février.

En 1976-1977 nous retrouvons des conditions climatiques proches de celles de l'automne 1974 (pluviosité élevée) contrariant les travaux des champs et maintien corrélatif des repousses jusqu'en mars-avril.

Résultats

Nous envisagerons dans un premier temps la répartition des pucerons et de leurs auxiliaires sur la plante qui est une caractéristique au moins partiellement commune aux diverses années d'observations, puis l'évolution particulière et la structure de ces populations de 1974 à 1977 en fonction des divers facteurs du milieu.

I. — *Répartition des pucerons des céréales sur la plante*

A. — *Distribution de* M. dirhodum *et de* S. avenae.

En 1977, les comptages *in situ* de pucerons dans la parcelle ont permis de noter systématiquement leur position sur la plante. La figure 2 indique les résultats obtenus en 1977 où seuls *M. dirhodum* et *S. avenae* avaient des effectifs suffisants pour être pris en considération :

— *M. dirhodum*, avant l'épiaison (16 mai) est inégalement réparti sur le feuillage du blé : il se trouve essentiellement sur la première feuille encore verte, à partir du sol, les autres feuilles en supportent d'autant moins qu'elles sont plus proches du sommet de la plante. A partir du début (stade 10.1) jusqu'à la fin de l'épiaison (stade 10.4-10.5) les *M. dirhodum* montrent progressivement sur les feuilles moyennes lorsque celles du bas se dessèchent. Nous avons indiqué précédemment que ce n'est que tardivement, peu avant la disparition des pucerons, que la feuille supérieure supporte le plus fort pourcentage de *M. dirhodum* (Dedryver et Robert, 1977). *M. dirhodum* ne monte pratiquement jamais sur épis. Le maximum de *S. avenae* occupe constamment une position sur les feuilles au-dessus de celle de *M. dirhodum* car *S. avenae* monte plus précocement : au début de l'épiaison, *S. avenae* se trouve en majorité sur la dernière feuille alors qu'il a déjà commencé à coloniser l'épi. Dès la floraison (8 juin) c'est l'épi qui supporte le maximum de pucerons.

L'étude plus générale de la répartition de *S. avenae* entre le feuillage et l'épi peut être entreprise à partir des données de la figure 3 portant sur 3 années d'observations. En moyenne une semaine après l'épiaison, au moins la moitié des *S. avenae* se trouvent

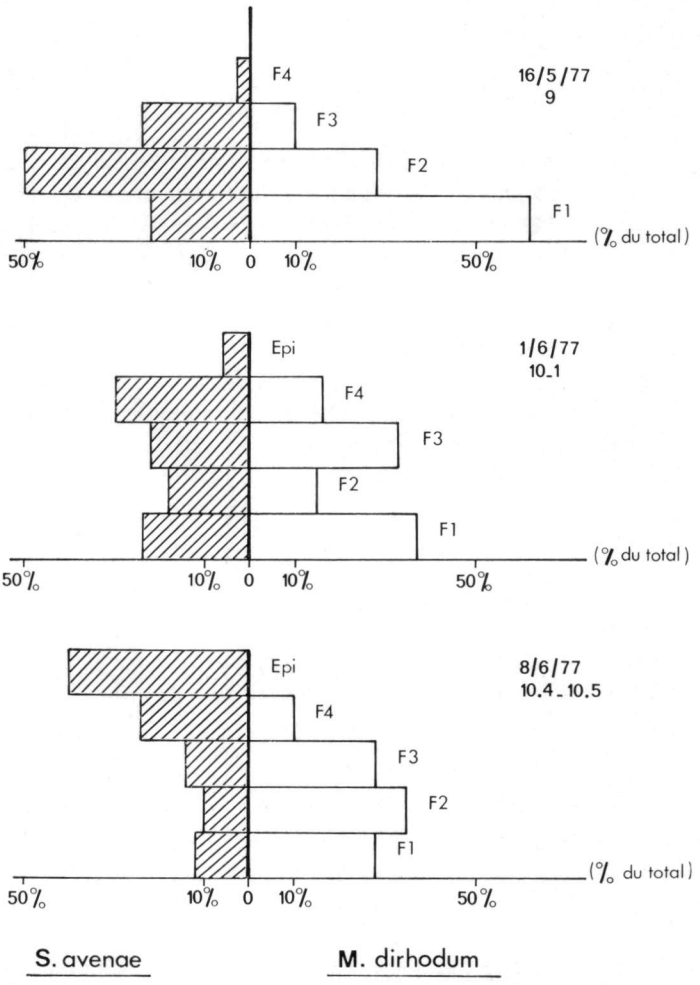


FIG. 2. — *Répartition de* S. avenae *et* M. dirhodum *selon les différents étages de végétation du blé en* 1977 *au Rheu* (en p. 100 des populations totales). F 1 : première feuille non sèche à partir du bas de la plante, etc.

sur l'épi et, progressivement c'est celui-ci qui supporte la quasi-totalité des pucerons : en 1975 et 1976 les colonies sur feuillage disparaissent une semaine avant celles situées sur épis.

Selon les années, la migration sur épis s'effectue plus ou moins rapidement et complètement : les résultats obtenus en 1975 et 1977 sont comparables *pour des niveaux de populations très différents* : au stade « grain laiteux » (11.1) 80 p. 100 des *S. avenae* se trouvent sur épis et 20 p. 100 sur feuillage. En 1976, les *S. avenae* sont montés plus rapidement et en quasi-totalité sur épis. La raison en est probablement l'action de la sécheresse qui, cette année-là a entraîné un dessèchement précoce du feuillage et un mûrissement accéléré (sinon un échaudage) du blé.

Les différences observées entre deux parcelles en 1977, sont au moins aussi

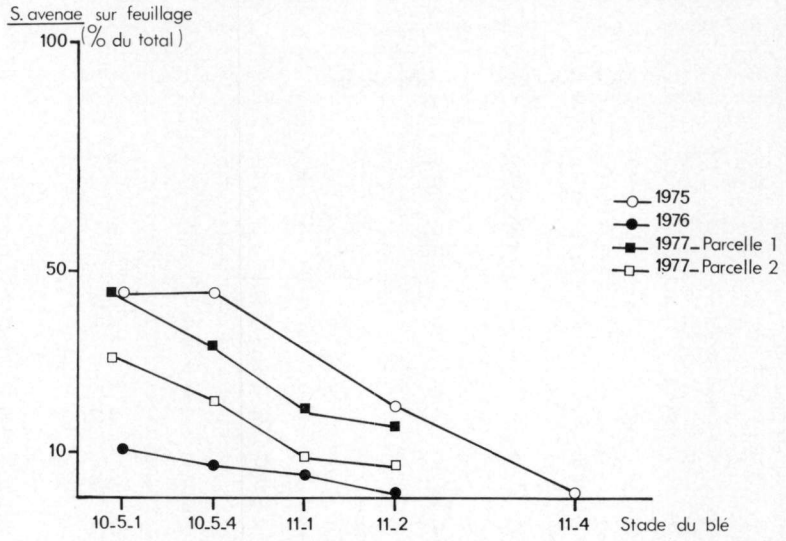


FIG. 3. — *Répartition des* S. avenae *entre le feuillage et l'épi, en fonction du stade du blé pour trois années et différentes parcelles.*

importantes que celles enregistrées en fonction de l'année, ce qui indique le rôle probable des conditions locales (conditions de cultures, état pathologique des céréales) dans la montée des *S. avenae* sur épis.

B. — *Répartition des pucerons mycosés et parasités.*

Les pucerons mycosés et parasités ne sont pas répartis sur la plante, de la même manière que les pucerons sains (tabl. 1).

TABLEAU 1

Populations totales et pourcentage de mycose et de parasitisme en 1975, 1976 *et* 1977

1975	*Rhopalosiphum padi*			*Metopolophium dirhodum*			*Sitobion avenae*		
	Popul. totales	p. 100 Myc.	p. 100 Momies	Popul. totales	p. 100 Myc.	p. 100 Momies	Popul. totales	p. 100 Myc.	p. 100 Momies
15.4	0,1	0	0	0,2	0	2	0,3	0	0
6.5	1,8	0	0	4	0,6	5,2	3	0	2,5
13.5	2,1	0,8	5,6	10,4	1	8	4	0,8	13,7
20.5	0,7	2,5	15	7,5	6,7	10,7	2,6	4,4	36,1
27.5	0,7	2,5	5	8,5	4,4	12,2	2,6	4,4	27,7
3.6	0,4	4,3	8,7	7,4	1,1	11,9	2,8	4,2	24,8
11.6	0,4	0	0	5,7	10,5	11,6	12,1	2,5	0,6
17.6	0,8	0	0	3,4	19,6	15,7	13,1	5,1	5,8
23.6	0,1	0	0	1,1	2,9	35,3	11	10,1	10,7
2.7	0	0	0	1,3	5,1	20,5	12,6	15,1	10,3
10.7	0	0	0	1,7	0	0	60	8,6	2,1
17.7	0	0	0	0,2	0	0	34,3	14,1	3,4
24.7	0	0	0	0	0	0	3,3	53,5	15,1

1976	*Rhopalosiphum padi*			*Metopolophium dirhodum*			*Sitobion avenae*			
	Popul. totales	p. 100 Myc.	p. 100 Momies	Popul. totales	p. 100 Myc.	p. 100 Momies	Popul. totales	p. 100 Myc.	p. 100 Momies	
27.4	0	0	0	0	0	0	0,15	0	0	
4.5	0,28	0	0	0	0	0	0,53	0	0	
18.5	0,7	0	0	1,1	0	0	0,8	0	0	
25.5	0,6	0	0	2,1	0	0	3,6	0	0	
1.6	0,8	0	0	3	0	0	9,3	0	0	
↔										
							6,8	0	3,9	Talles
9.6	1,2	0	0,6	20,7	0	0	51,7	0	0,6	Epis
							58,5	0	1	Total
							8,1	0		Talles
15.6	0,9	0	16	44	0	3,2	112,5	0		Epis
							120,7	0	1,9	Total
							2,4	0		Talles
22.6	0,04	0	0	9,2	0	14,5	41,5	0		Epis
							43,9	0	6,8	Total
							0	0	0	Epis
29.6	0	0	0	0,7	0	100	0,6	0	41,4	Total

1977	*Rhopalosiphum padi*			*Metopolophium dirhodum*			*Sitobion avenae*			
	Popul. totales	p. 100 Myc.	p. 100 Momies	Popul. totales	p. 100 Myc.	p. 100 Momies	Popul. totales	p. 100 Myc.	p. 100 Momies	
19.4	0,02	0	0	0,2	0	0	1,2	0	0	
28.4	0	0	0	0,1	0	0	5,6	0	0,6	
4.5	0,4	0	0	0,9	0	0	9,1	0	0,3	
13.5	0,3	0	0	2,5	0	0	15,8	0	0,7	
20.5	0,4	0	0	3,3	0	0	27,7	0	1,7	
1.6	1,7	0	0	34	2	1	221,4	0,5	0,4	
↔										
							301	0,3	0,4	Talles
7.6	2,3	0	0	39,4	0	0	252	0,3	0,25	Epis
							553	0,3	0,34	Total
							335	7,6	2,7	Talles
14.6	6,9	3,2	0	38	14	1,3	666	4,3	0,8	Epis
							1 001	5,5	1,4	Total
							258	33,2	5,2	Talles
21.6	15	9,5	2,1	50	53,7	2,1	1 113	22,3	1,5	Epis
							1 371	24,7	2,3	Total
							38	81	1,6	Talles
28.6	5,5	20,6	0	40	96	0,4	208	77,7	0,4	Epis
							246	78,4	0,6	Total

↔ développement de *S. avenae* sur épi.

1. — *Répartition en fonction de l'espèce de pucerons.*

Avant l'épiaison, pour l'année 1975, *S. avenae* est en général davantage parasité que *M. dirhodum* à une date donnée, alors que *R. padi* l'est moins : ces différences peuvent partiellement être dues à la plus ou moins grande largeur du spectre parasitaire de ces espèces (Dedryver et Rabasse, en prép.). Par contre, à une date donnée,

les pourcentages de pucerons mycosés sont sensiblement les mêmes pour les trois espèces.

Après l'épiaison, les pourcentages de pucerons parasités et mycosés sont en général (sauf en 1977) plus importants pour *M. dirhodum* que pour *S. avenae*. Ceci est à rapprocher du point suivant :

2. — *Répartition selon le niveau de végétation.*

Pour une même espèce, S. avenae, *à une même date*, les pourcentages de parasitisme et de mycose (1976 et 1977) sont supérieurs sur feuillage à ce qu'ils sont sur épis : *sur feuillage, ils sont globalement comparables à ceux observés sur* M. dirhodum.

Indépendamment de certains facteurs de biais (les pucerons sur feuillage peuvent tomber plus facilement que ceux sur épi) qui ont été limités au maximum par la technique de récolte des échantillons, *il apparaît que la montée des pucerons du bas vers le haut de la plante constitue un facteur plus ou moins efficace d'échappement aux parasitismes*. Ceci est le plus évident dans le cas de *S. avenae* pour qui un changement rapide et massif de niveau de végétation permet la constitution sur épis de colonies plus saines et un développement différé des taux de parasitisme.

II. — *Evolution globale et structure des populations*

A. — *Evolution* (fig. 4 et 5).

— *En* 1974 les observations ont été très limitées dans le temps et les résultats suivants ne représentent que partiellement l'évolution des populations. Le 20 mai, les 3 espèces de pucerons (*R. padi*, *M. dirhodum* et *S. avenae*) sont présentes dans la parcelle de blé, et chaque population comporte déjà des individus mycosés et des momies. La présence de ces facteurs de limitation tôt en saison (mai) ainsi que l'abondante pluviosité de mai et juin favorisant l'action des *Entomophthora* expliquent la rapide décroissance des populations des 3 espèces après le 27 mai : le 12 juin *M. dirhodum* dont les effectifs étaient les plus importants, et *R. padi*, ont pratiquement disparu. Les populations de *S. avenae* diminuent jusqu'au 6 juin, puis remontent lors du passage sur épis. L'absence de prélèvement après le 12 juin ne permet pas de présumer de l'évolution ultérieure de cette espèce, bien que le pourcentage de parasités et de mycosés reste important après l'épiaison (12 juin).

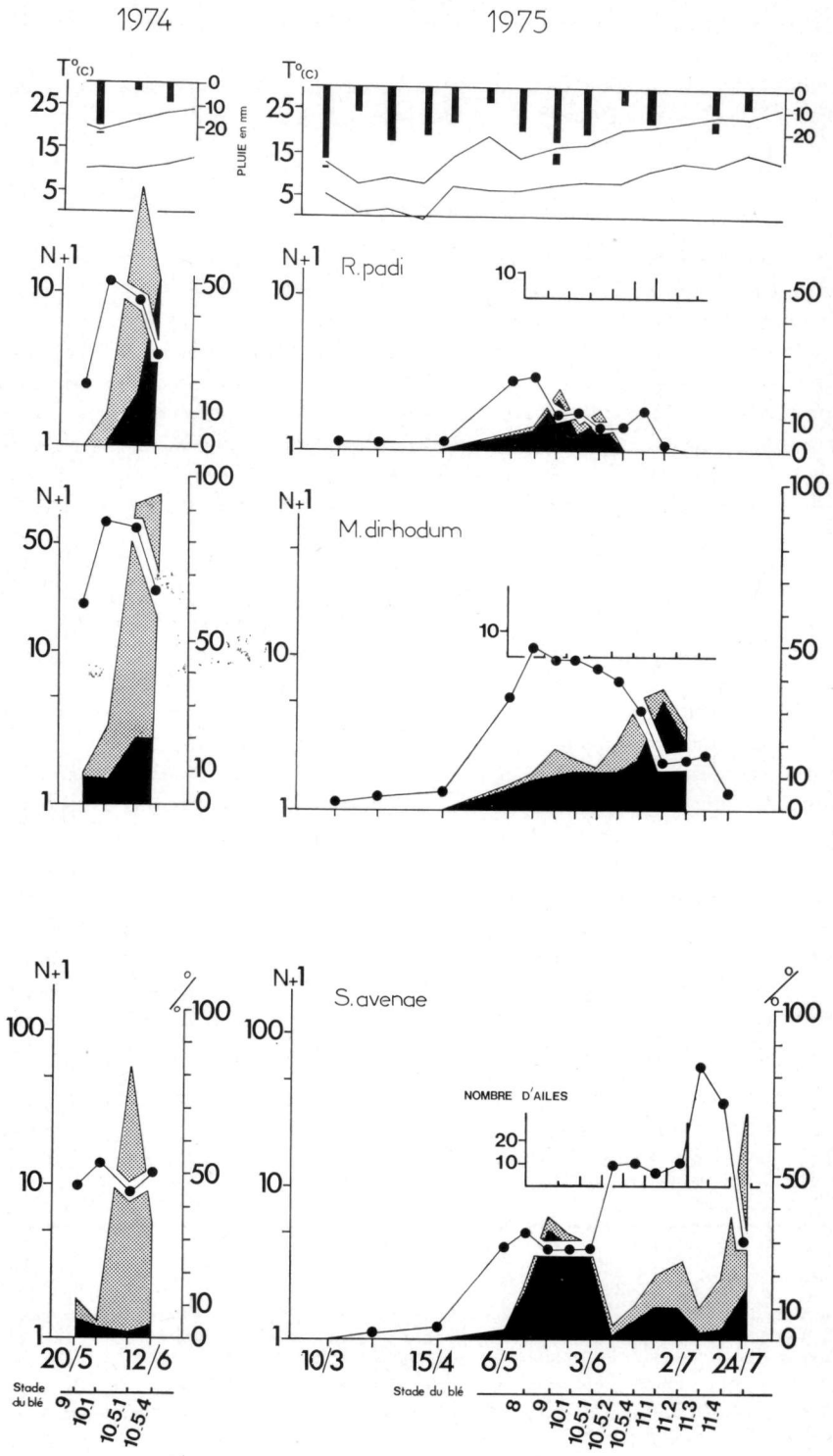
— *En* 1975, *R. padi*, *M. dirhodum* et *S. avenae* sont présents dès le mois de mars sur le blé d'hiver. La douceur de l'hiver a permis une contamination précoce (dès janvier 1975, voire novembre-décembre 1974) des jeunes semis par les ailés issus du maïs

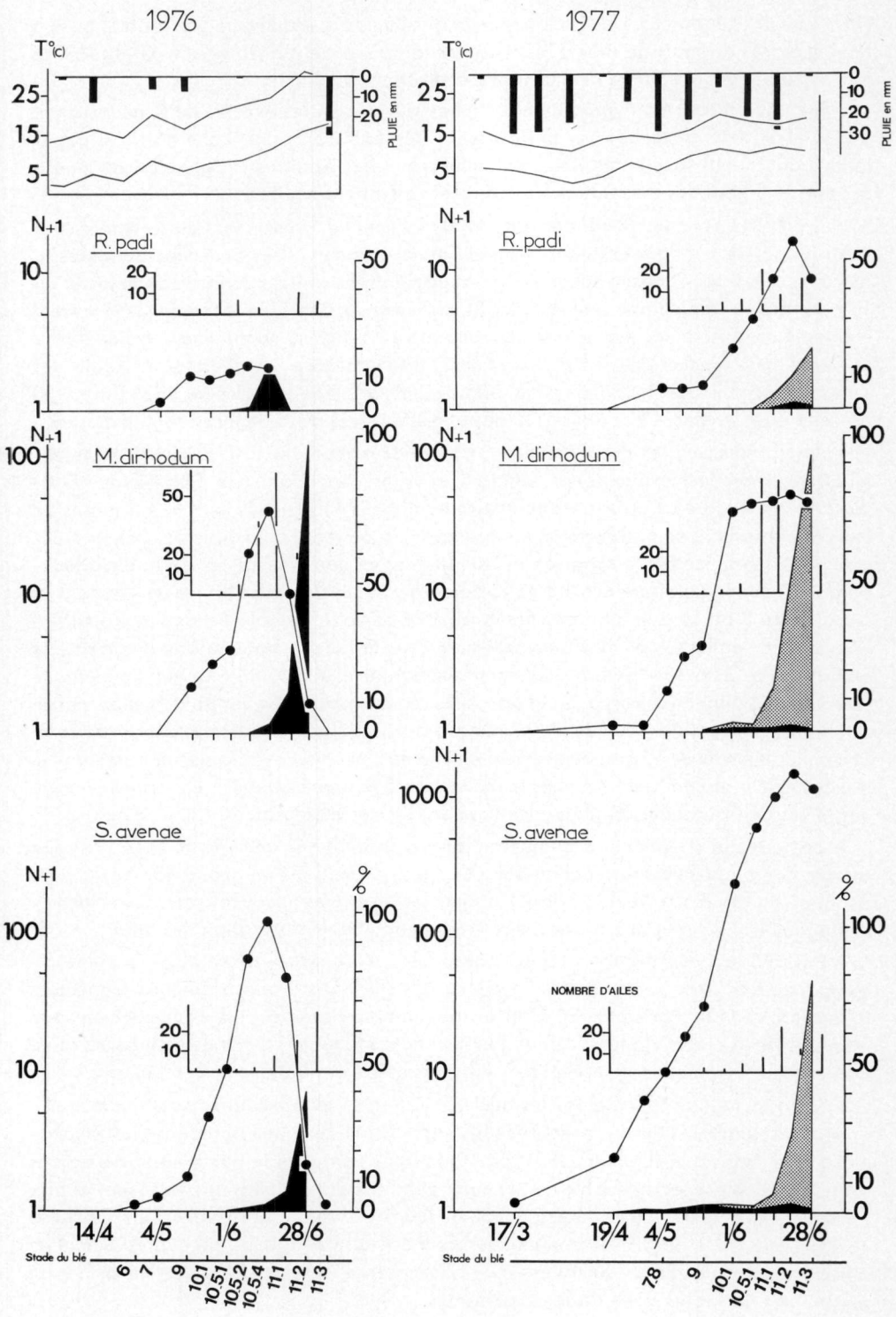
---

FIG. 4 et 5. — *Evolution générale des populations de* R. padi, M. dirhodum *et* S. avenae *de* 1974 *à* 1977.

- Les courbes représentent les populations totales (en Log N + 1) par prélèvement élémentaire.
- Les grisés représentent les pucerons mycosés (en p. 100 du total).
- Les plages noires représentent les momies (en p. 100 du total).
- Les histogrammes bâton représentent les captures de pucerons ailés.

Sont également figurées les températures maximales et minimales hebdomadaires ainsi que la pluviométrie hebdomadaire.


1974
1975
T°(C)
PLUIE en mm
N+1
R.padi
M.dirhodum
S.avenae
NOMBRE D'AILES
%
20/5
12/6
10/3
15/4
6/5
3/6
2/7
24/7
Stade du blé
9
10.1
10.5.1
10.5.4
8
10.5.2
11.1
11.2
11.3
11.4


1976
1977
T°(c)
PLUIE en mm
N+1
R. padi
M. dirhodum
S. avenae
%
NOMBRE D'AILES
14/4
4/5
1/6
28/6
17/3
19/4
Stade du blé
6
7
9
10.1
10.51
10.52
10.54
11.1
11.2
11.3
7.8

(1974) ou des repousses. Le développement des pucerons, contrarié par les très basses températures du mois de mars, reprend dès la deuxième quinzaine d'avril du fait de la hausse des températures intervenant à cette époque.

Bien qu'en constante augmentation jusqu'au 13 mai, les effectifs de *R. padi* restent très faibles (deux pucerons par prélèvement élémentaire). Après cette date, les populations diminuent sous l'effet des *Entomophthora* et des Aphidiides pour devenir négligeables le 3 juin. Les derniers individus disparaissent le 2 juillet.

Avant l'épiaison, les populations de *M. dirhodum* et *S. avenae* sont entièrement concentrées sur le feuillage où elles évoluent parallèlement : des pucerons parasités et mycosés sont trouvés dès le début mai et les populations sont en augmentation jusqu'au 13 mai, date à laquelle on trouve : dix *M. dirhodum* et cinq *S. avenae* par prélèvement élémentaire. *Ensuite les populations des deux espèces stagnent ou diminuent pendant trois semaines, sous l'action des* Aphidiides *et des* Entomophthora : du 20 mai au 3 juin, les « momies » constituent environ 12 p. 100 des effectifs de *M. dirhodum* et 25-30 p. 100 de ceux de *S. avenae*. De 4 à 6 p. 100 des effectifs de ces deux espèces sont mycosés.

Après l'épiaison, les deux espèces évoluent différemment : *M. dirhodum* reste sur feuillage, ses effectifs diminuent rapidement, sans cependant que l'action des *Entomophthora* n'évolue en épizootie, contrairement à 1974. Dès le 17 juin, il y a moins de trois *M. dirhodum* par prélèvement élémentaire ; cependant on trouve des petites colonies de cette espèce sur le blé jusqu'au 10 juillet alors que le grain est au stade laiteux-pâteux et que le feuillage achève de se dessécher. *S. avenae* envahit les épis durant la semaine du 3 au 11 juin, et, dans une première période, semble échapper momentanément aux parasites et aux *Entomophthora* : la taille des populations augmente et atteint douze *S. avenae* par prélèvement élémentaire le 11 juin, corrélativement, le pourcentage d'individus mycosés et parasités diminue alors que les *M. dirhodum*, restés sur feuillage, sont en voie de destruction par Aphidiides et *Entomophthora*. *Après le 11 juin les effectifs de* S. avenae *stagnent à nouveau ; une nouvelle régulation s'établit, due non seulement aux facteurs précédents mais aussi aux prédateurs (fig. 6), essentiellement des larves de* Coccinella septempunctata *et des larves de Syrphes.*

La nouvelle et éphémère augmentation de populations entre le 10 et le 17 juillet semble due à une recontamination par des ailés qui ont volé en grand nombre à cette époque (fig. 4). Entre le 17 et le 24 juillet, les *S. avenae* disparaissent sous l'action conjuguée des divers parasitismes, des prédateurs et de l'émigration des ailés.

En 1975, aucune des trois espèces observées n'a atteint un niveau de population comparable à ceux enregistrés à la même époque dans d'autres régions françaises (Charente, Bassin Parisien). En effet on n'a jamais observé plus d'un puceron par plante entre l'épiaison (3 juin) et la maturité laiteuse (2 juillet), période où les pucerons, notamment *S. avenae* sont susceptibles d'occasionner des baisses de rendements.

Si l'information fournie par les données relatives aux prédateurs est *faible et peu précise*, l'importance et la précocité du parasitisme par les Aphidiides et *Entomophthora* est suffisante (Latteur, 1973) pour expliquer en grande partie la faiblesse des populations. Il est remarquable que la susceptibilité des pucerons aux parasites et aux *Entomophthora* semble davantage fonction de leur localisation que d'un critère d'espèce comme cela a été dit précédemment. *Lorsqu'il est sur feuillage,* S. avenae *est autant ou davantage parasité que* M. dirhodum *qu'il côtoie, lorsqu'il monte sur épi, il l'est nettement moins*, tout au moins dans un premier temps.

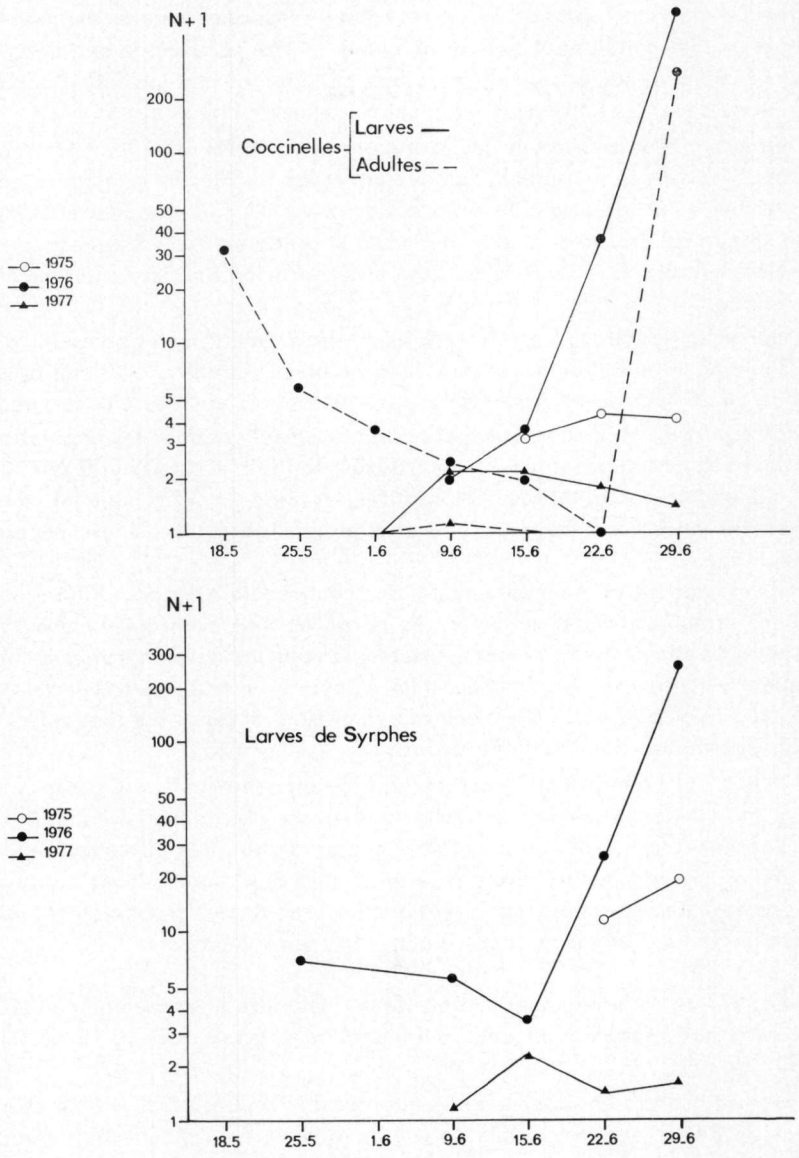


FIG. 6. — *Evolution du nombre de prédateurs pour mille pucerons de* 1975 *à* 1977.

— *En* 1976. On a vu qu'à un hiver assez froid et prolongé succède un printemps frais. Corrélativement, l'arrivée des pucerons est tardive par rapport à l'année précédente : ceux-ci ne contaminent, faiblement, la parcelle d'observation qu'entre les derniers jours d'avril et la première quinzaine de mai, à l'occasion de la hausse générale des températures, c'est-à-dire *au moins un mois et demi plus tard qu'en* 1975.

Bien que piégé très tôt en saison (fig. 5), ce qui confirme que son seuil d'envol est bas (Robert et Rouze-Jouan, 1975), *R. padi* n'est décelé dans les cultures qu'au début

mai, à l'état d'individus isolés ou de petites colonies très clairsemées : de même qu'en 1975, alors que les conditions relatives au climat et aux parasites sont différentes, les populations évoluent peu et restent très faibles pendant toute la période d'observation (maximum de deux *R. padi* par prélèvement élémentaire le 9 juin).

M. dirhodum et *S. avenae* ont des évolutions synchrones : dès leur arrivée sur la culture ces pucerons se multiplient rapidement et les courbes de croissance de populations ont une allure de sigmoïde. Pour ces deux espèces, les populations sont maximales le 15 juin (quarante-quatre *M. dirhodum* et cent vingt-trois *S. avenae* par prélèvement élémentaire). C'est entre l'épiaison et la floraison que leur multiplication est la plus intense.

Aucun facteur biotique ne semble limiter efficacement les populations avant le 9 juin. D'une part, du fait de la sécheresse (il ne pleut pas entre le 18 mai et le début juillet) *l'action des Entomophthora est nulle* pendant toute la période d'observation.

D'autre part les Hyménoptères parasites ne s'installent dans les populations que tardivement : les premières momies sont trouvées le 9 juin et jusqu'au 22 juin, ils n'ont qu'une faible action régulatrice. On observe, comme en 1975, que *M. dirhodum*, exclusivement localisé sur talles, est plus sujet au parasitisme que *S. avenae*, essentiellement sur épis.

Les divers parasitismes n'expliquent pas la chute brutale des populations observée la dernière semaine de juin. Il semble en revanche que, contrairement à 1975, les responsables en soient les prédateurs, essentiellement larves de Syrphes et larves de Coccinelles : *Propylea quatuordecimpunctata* L. puis *Coccinella septempunctata* L. : la figure 6 indique qu'au 22 juin, il y a environ vingt-cinq larves de Syrphes et trente-cinq larves de Coccinelles pour mille pucerons.

En 1976, le printemps froid a contrarié le développement des pucerons en début de saison, mais il a probablement été un facteur encore plus limitant pour les parasites : malgré l'absence de ces derniers la faible contamination des parcelles (les vols de contamination ne sont pas décelés par le piège jaune) n'a pas permis aux pucerons d'atteindre des effectifs importants, avant que les prédateurs, probablement favorisés par la température du mois de juin, ne détruisent les populations.

— *En* 1977, le réchauffement notable de février-mars a permis une multiplication des pucerons sur repousses et une contamination précoce (dès le 15 mars) de la parcelle.

R. padi est présent en assez grande quantité sur repousses de blé en mars-avril (Dedryver et Robert, en prép.). On ne le trouve cependant qu'en faible nombre un peu plus tard sur blé d'hiver et, comme en 1975 et 1976, ses effectifs augmentent faiblement puis stagnent alors que prédatisme et parasitisme sont nuls.

A partir de l'épiaison, les populations augmentent pour atteindre douze pucerons par prélèvement élémentaire le 21 juin. A cette époque, les nombreux ailés formés passent sur le maïs et, parasités et mycosés, les *R. padi* disparaissent du blé d'hiver début juillet.

M. dirhodum et *S. avenae* évoluent de manière assez semblable, la principale différence résidant dans l'importance de leurs populations respectives : ces deux espèces sont présentes très tôt dans la culture mais jusqu'à la mi-avril on compte un *M. dirhodum* pour dix *S. avenae* (dix fois plus de *S. avenae* à cette époque qu'en 1975).

Les populations augmentent régulièrement à partir de la troisième décade d'avril, à la faveur d'une hausse sensible des températures : celles de *M. dirhodum* sont maximales le 1er juin (épiaison). Pour les deux espèces l'analyse de la structure des populations indiquera (fig. 7) que cette augmentation de population est essentiellement le fait de l'accroissement des colonies présentes antérieurement et de la dissémination des aptères.

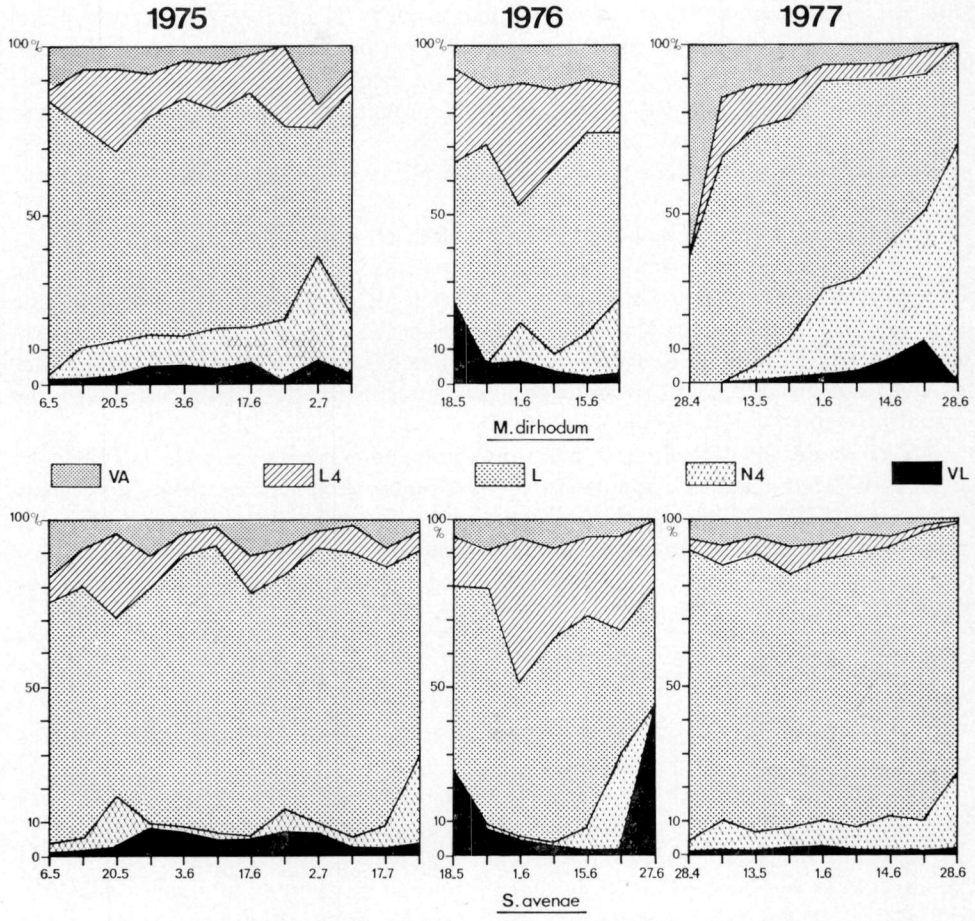


FIG. 7. — *Structure des populations de* M. dirhodum *et* S. avenae *de* 1975 *à* 1977 :

VA : adulte virginipare aptère
VL : adulte virginipare ailé
N_4 : larve à ptérothèques du 4e stade
L_4 : larves d'aptères du 4e stade
L : petites larves.

Le cas de *S. avenae* mérite d'être détaillé :

Entre le 28 avril et le 16 mai le pourcentage de talles infestés passe de 6 p. 100 à 40 p. 100 alors que le nombre de *S. avenae* par talle infesté ne passe que de 3 à 3,6, ce qui confirme les observations de Dean (1973) sur l'extrême mobilité de ce puceron.

Le 1er juin, c'est-à-dire au tout début de l'épiaison, 99 p. 100 des talles sont porteurs d'au moins un *S. avenae*.

Le rythme d'accroissement des populations devient plus rapide à partir de la fin mai, à la faveur d'un réchauffement cependant modéré des températures : le seuil de un puceron par tige est dépassé au stade « 9 », *c'est-à-dire avant l'épiaison*. Dès celle-ci une partie des colonies, déjà importantes, de *S. avenae*, passe sur épis et s'y multiplie. Au 14 juin, il y a plus de mille *S. avenae* par prélèvement élémentaire, *c'est-à-dire huit fois plus qu'en* 1976 *et soixante fois plus qu'en* 1975, *à la même époque*. La faible quantité d'ailés de *S. avenae* capturés à cette époque par le piège jaune (par rapport à *M. dirhodum*) confirme le caractère peu attractif de ce type de piège pour *S. avenae*.

S. avenae semble parasité plus tôt que *M. dirhodum*. Pour les deux espèces le taux de parasitisme est très faible jusqu'à l'épiaison. On a vu que par la suite les *S. avenae* vivant sur feuillage sont plus parasités que les *M. dirhodum* alors que ceux présents sur épis le sont moins.

Globalement l'action limitative des Aphidiides est très faible.

Les premiers pucerons mycosés sont observés le 1er juin : entre le 7 et le 14 juin l'action des *Entomophthora* limite la croissance de *M. dirhodum* essentiellement. Les pluies de la première quinzaine de juin entraînent l'extension épizootique des mycoses : remarquons que *M. dirhodum* et les *S. avenae* présents sur feuillage sont détruits plus rapidement que les *S. avenae* se trouvant sur épis (tabl. 1), ceux-ci achèvent de disparaître entre le 29 juin et le 4 juillet.

L'action des prédateurs est faible, sans commune mesure avec celle de 1976.

En 1977, les niveaux de population des trois espèces de pucerons ont été supérieurs à ceux de 1975 et 1976 mais c'est essentiellement *S. avenae* qui a pullulé du fait des hauts niveaux de population et de la bonne répartition de ce puceron dans la culture *dès avant l'épiaison*, et du fait de l'absence de régulation efficace de la part des Hyménoptères parasites et *Entomophthora* avant le 15 juin.

B. — *Structure des populations* (1975, 1976, 1977).

La structure des populations de *R. padi* n'est pas indiquée car les effectifs de ce puceron ont toujours été très faibles.

On pourra se référer à celle des colonies de *R. padi* étudiées en Gironde (Dedryver *et al.*, 1977).

Les structures des populations de *M. dirhodum* et *S. avenae* sont représentées figure 7. Leur comparaison selon les années permet de mettre en évidence des différences dans l'évolution des proportions de larves à ptérothèques (= nymphes, = N_4) et d'adultes ailés (VL).

Les structures de populations de *M. dirhodum* et *S. avenae*, en 1975, et 1977 sont très comparables : les larves à ptérothèques sont présentes dès le début mai, alors que le pourcentage d'adultes ailés est très faible par rapport à celui des adultes aptères. Ceci indique d'une part le caractère relativement ancien de l'infestation et d'autre part le fait qu'au cours du mois de mai et du début du mois de juin, l'augmentation des populations semble en grande partie due à la multiplication des pucerons des premières colonies présentes dans la parcelle, l'apport extérieur paraissant avoir été assez faible à cette époque. La situation est très différente en 1976, puisque, pour *M. dirhodum* comme pour *S. avenae*, durant tout le mois de mai, le pourcentage d'adultes ailés

dans les populations est aussi, voire plus, important que celui des adultes aptères, alors que les larves à ptérothèques sont en quantités très faibles (ou nulles pour *M. dirhodum*). Cette structure de populations confirme le caractère tardif des contaminations de 1976, dues aux vols d'ailés du mois de mai.

Le pourcentage de larves à ptérothèques (N_4) varie assez peu durant la période de croissance des populations : sa brusque augmentation au-delà de 20-25 p. 100 du total des pucerons est le prélude à la disparition des colonies. Remarquons que *M. dirhodum* forme proportionnellement plus de N_4 que *S. avenae*, ce qui est très frappant en 1977 : chez ce dernier puceron, malgré une évidente « agrégation », la proportion de N_4 est toujours beaucoup plus faible que ce qu'elle est chez les *M. dirhodum* pourtant moins nombreux. Un élément d'explication est apporté par le tableau 2. On voit que chez *S. avenae* le pourcentage de N_4 est constamment inférieur sur épis à ce qu'il est sur feuillage : ceci est à rapprocher des observations de Way (1973) pour qui chez *Brevicoryne brassicae*, la proportion de N_4 continue à augmenter dans les vieilles populations alors que l'émigration a déjà considérablement réduit la surpopulation. On remarque de même que le pourcentage de jeunes stades larvaires est constamment

TABLEAU 2

Comparaison de la structure des populations de S. avenae *sur feuillage* (F) *et sur épis* (E) *en* 1975, 1976 *et* 1977 *au Rheu.* Nombres exprimés en p. 100 du total des pucerons

		1975						1976						1977					
		VA	L_4	L	N_4	VL		VA	L_4	L	N_4	VL		VA	L_4	L	N_4	VL
11.6	F	4,5	7	79,5	4,5	4,5	9.6	F 10,7	37,1	45	4,5	2,8	7.6	F 4,2	6,6	77,7	10	1,4
	E	1	4	91	0	4		E 8,9	24,8	63	1,2	2,2		E 5,6	4	86,7	2,6	1,1
17.6	F	16,5	15,2	63,3	0,6	4,4	15.6	F 9,9	30,7	47,6	9,9	2,3	14.6	F 4,4	3,3	74,3	16,3	1,7
	E	6,2	7,2	81,3	0,3	4,7		E 5,3	22,8	63	7,8	0,9		E 6,3	2,6	82,5	7,3	1,1
23.6	F	12,8	8,5	62,4	7,1	9,2	22.6	F 6,3	28,6	31,7	30,2	3,2	21.6	F 2,3	1,5	78,8	16,5	1
	E	3,3	6,7	80	6	4		E 5	28,2	37,1	28,5	1,1		E 2,1	1,7	87,9	7,7	0,6
2.7	F	7,3	7,3	62,1	3,6	16,4							28.6	F 0,8	1,3	64,8	30,5	2,6
	E	2,6	4,4	86,3	2,6	4								E 1,3	0,5	75,4	21,2	1,5
10.7	F	3,3	5,9	79,3	4,1	3,5												
	E	0,8	8,9	87	2	1,3												
17.7	F	15,9	7	65	10,5	1,6												
	E	4	5,1	85	3,6	2,3												

supérieur sur épis à ce qu'il est sur feuillage chez *S. avenae*. Ces observations mettent en évidence le caractère « jeune » des populations des épis pouvant s'expliquer par leur établissement plus tardif sur cette partie de la plante ainsi que par des propriétés nutritives de l'épi différentes de celles du feuillage. Enfin il est également possible que, comme l'a montré Johnson (1959), un parasitisme plus intense sur feuillage entraîne la formation de N_4 plus nombreuses.

Conclusion

De l'étude des évolutions et de la structure des populations de pucerons des céréales durant 3 années (les résultats de 1974 sont partiels), il apparaît :

— que les effectifs de *R. padi* ont toujours été très faibles ;

— que ceux de *M. dirhodum* ont été moyens et surtout sensiblement constants selon les années (variation de 1 à 5 des maxima) ;

— que les populations les plus fortes ont toujours été celles de *S. avenae* qui est le puceron dont les effectifs ont malgré cela le plus varié selon les années (de 1 à 30 !) et qui semble le plus dépendant des facteurs d'évolution qui vont être développés ci-dessous.

Discussion et conclusion

De nombreux auteurs (Latteur, 1973 ; Rautapaa, 1976 ; Wetzel et Freier, 1975) soulignent qu'il existe de grandes variations dans les niveaux de populations de pucerons des céréales, selon les années en un même lieu, aussi bien que selon les régions, pour une même année. Rappelons qu'en 1975, *S. avenae* a pullulé dans une grande partie de la France sauf en Bretagne et dans le Sud-Ouest alors qu'en 1976 c'est justement dans le Sud-Ouest que les populations ont été les plus importantes, et en 1977, l'Ouest à son tour a été touché.

Nous avons pu observer en Bretagne de 1974 à 1977 trois types différents d'évolution des populations de *M. dirhodum* et *S. avenae* :

Premier type

Les conditions climatiques particulièrement douces de l'hiver permettent d'une part une abondante hivernation à l'état anholocyclique des pucerons sur repousses ainsi que sur jeunes semis de blé d'hiver, d'autre part un maintien des hyménoptères parasites à l'état actif pendant l'hiver. Le moindre réchauffement favorise la multiplication des pucerons et celle de leurs parasites ainsi que la production d'un inoculum d'*Entomophthora* suffisant pour se maintenir dans les colonies. Au printemps, des Aphidiides nombreux ainsi que les *Entomophthora* peuvent contrôler les populations qui n'atteignent pas de niveau important. C'est ce qui s'est passé en 1975 et presque certainement aussi en 1974.

Deuxième type

Un hiver assez rigoureux, ainsi qu'un printemps froid sans période de réchauffement marquée, conjugués à la pratique normale des façons culturales (pas de semis précoces, enfouissement des repousses en janvier-février) aboutissent à l'élimination des principaux réservoirs printaniers de pucerons, et de leurs parasites. Les parcelles sont contaminées tardivement, par des pucerons ailés venant probablement de loin, sains et peu nombreux : en l'absence de facteurs biotiques de régulation actifs tôt en

saison, les pucerons se multiplient rapidement, mais du fait de leur arrivée tardive leurs populations n'atteignent pas un haut niveau avant leur destruction par les prédateurs et l'émigration massive des ailés. Un tel cas s'est présenté en 1976.

Troisième type

L'hiver rigoureux mais bref entrave le développement des parasites sans empêcher la survie des pucerons : un réchauffement précoce (février) a favorisé la multiplication des aphides et la contamination massive et précoce des céréales. Les pucerons se développent abondamment dès le mois de mai, les parasites et *Entomophthora*, peu abondants, ne peuvent contrôler les populations qui sont très importantes dès la fin de la floraison. Ce cas est celui de 1977.

Il est possible de tirer de l'analyse ces trois cas quelques conclusions sur le rôle des différents facteurs abiotiques et biotiques dans les pullulations et sur leur éventuelle utilisation :

Rôle de la température

Dans l'Ouest, les températures hivernales limitent rarement la survie des pucerons des céréales à l'état de virginipares (Dedryver et Robert, en prép.), par contre la plus ou moins grande rapidité du réchauffement printanier, même si celui-ci est passager, semble conditionner la précocité du développement des colonies.

Le rôle de la température de mai et juin ne semble pas être primordial : en effet, si en 1977 une hausse momentanée de celle-ci à la fin mai a coïncidé avec le démarrage des populations au début de l'épiaison, on remarque que c'est l'année où les mois de mai et surtout de juin ont été les plus froids (1977) que les populations de *S. avenae* ont été les plus fortes alors que celles-ci ont été faibles en 1975, année moyenne, et à peine plus élevées en 1976 quand sévissait une période de sécheresse et de fortes chaleurs. Ces résultats sont conformes à ceux de Vickerman (1977) pour qui il n'y a pas de relations entre les températures de mai-juin-juillet et l'abondance des pucerons des céréales en Grande-Bretagne. D'une manière générale, le rôle dans les conditions extérieures des températures sur les pucerons des céréales apparaît moins net que celui trouvé au laboratoire par Dean (1974).

Rôle des auxiliaires

En ce qui concerne les Hyménoptères parasites et les *Entomophthora* on peut faire les remarques globales suivantes :

C'est le parasitisme précoce (1975 et 1974) qui limite le plus efficacement les populations ; lorsque les Aphidiides arrivent tardivement la compétition parasites-pucerons est en faveur de ces derniers. Les *Entomophthora* ont une importance variable selon les conditions climatiques du printemps : leur action enzootique contribue efficacement à la limitation des populations en 1975, alors que l'intérêt d'une épizootie dépend de sa date de déclenchement ; à l'inverse de l'épizootie du début juin 1974 (sur *M. dirhodum*), celle de 1977 n'a détruit les populations qu'après qu'elles aient atteint un niveau élevé.

Nous reprendrons plus en détail dans une autre note le problème de l'action des parasites et *Entomophthora* (Dedryver et Rabasse, en prép.).

Les prédateurs, probablement du fait du climat, n'ont eu une action importante parce qu'ils ont agi précocement, qu'en 1976, mais la relative difficulté d'appréciation de leur population rend difficile la détermination de leur rôle exact : *les courbes de la figure 6 n'ont qu'un caractère indicatif.*

Rôle de la plante-hôte

Il a été peu abordé ici : les observations concernant la répartition des pucerons selon les différents niveaux foliaires, ou entre le feuillage et l'épi, montrent que celle-ci est sujette à des variations, selon les années et selon l'état physiologique du feuillage. Les différences observées dans les structures de populations selon les espèces pour une même année montrent également que celles-ci ne réagissent pas de la même manière à l'évolution de la plante-hôte. C'est toute une partie du problème posé par les pucerons des céréales, portant sur leurs relations avec leur hôte et aboutissant au mécanisme de leur déprédation qui reste très mal connu.

Les observations faites concernant *R. padi* posent plus de problèmes qu'elles n'en résolvent : en 4 ans les populations de ce puceron ont toujours été faibles au Rheu. L'observation de deux de ses pullulations : une en Gironde en 1975 (Dedryver *et al.*, 1977), l'autre dans le Finistère en 1976 (Dedryver, n. pub.), permet de penser que *R. padi* peut se développer intensément au moment de la montaison : sur céréales d'hiver ses pullulations, rares, semblent liées à une contamination pré-hivernale des parcelles et à une fin d'hiver douce. Ce puceron est plus fréquent sur céréales de printemps, en particulier l'orge sur laquelle il peut pulluler alors que les champs de blé d'hiver des alentours en sont pratiquement indemnes. Enfin certaines années (1974, 1977) il pullule à l'automne sur maïs.

En général, les pullulations de *R. padi* dans l'Ouest semblent localisées, dans des parcelles semées précocement par exemple, sauf quand des conditions favorables à leur hivernation sur céréales et au développement précoce à la montaison sont remplies au niveau régional (Bayon, 1976 ; Dedryver *et al.*, 1977).

De nombreux auteurs (Wetzel et Freier, 1975 ; Rautapaa, 1976) se sont attachés à définir des seuils d'infestation pouvant servir de base à des avertissements agricoles, essentiellement dans des régions où le rôle des Aphidiides et surtout celui des *Entomophthora* est plus faible que dans l'Ouest et d'autre part où les pucerons des céréales sont plus ou moins strictement holocycliques. Des résultats qu'ils ont obtenus on peut retenir que même dans des régions très continentales comme l'Allemagne de l'Est (Wetzel et Freier, 1975) les taux de multiplication de ces pucerons au champ sont en général de dix à cent fois inférieurs à ce que les calculs théoriques laissaient présager, ce qui implique la nécessité de baser d'éventuels avertissements agricoles sur des rythmes de développement moyens observés dans la nature (la courbe de développement de *S. avenae* au Rheu en 1976, correspond assez bien avec la moyenne des observations de Wetzel et Freier (1975)).

Dans l'Ouest de la France (au sens large), outre la surveillance des populations printanières sur repousses, il semble que l'appréciation, non seulement de l'importance

de l'infestation au moment de l'épiaison, mais aussi de la proportion de la population parasitée ou mycosée à cette époque, peut servir de base à une méthode de prévision des risques qui sera prochainement détaillée (Dedryver et Robert, en prép.).

Reçu pour publication en juillet 1978.

Remerciements

Nous tenons à remercier tout particulièrement Mlle Martine Vayssiere et M. B. Ambolet qui ont réalisé une partie des prélèvements de pucerons. M. Y. Robert et Mme Joëlle Rouzé-Jouan qui nous ont permis d'utiliser leurs données de piégeage d'ailés ainsi que M. Y. Robert pour sa critique constructive du manuscrit.

Summary

Biology of the cereal aphids in the west of France

I. — *Distribution and evolution of* Sitobion avenae *F.*, Metopolophium dirhodum *Wlk, and* Rhopalosiphum padi *L., from 1974 to 1977 on winter wheat near Rennes.*

In the Western part of France, the cereal aphids, *Metopolophium dirhodum*, *Rhopalosiphum padi* and *Sitobion avenae* are entirely anholocyclic. Evolution of their populations was observed near Rennes (Brittany), on winter wheat from 1974 to 1977. These aphids are vertically distributed on the plant in different ways : *M. dirhodum* climbs up to the younger leaves by the time the lower leaves are withering, *S. avenae* climbs up to the ear by the heading and multiplies there the most. Percentage of *S. avenae* on leaves and on ears varies with the stage of the plant, with the year and probably also with other factors depending on the physiology of the plant. Three different kinds of the evolution of the populations may occur for *M. dirhodum* and *S. avenae* : In 1974 and 1975 parasitoids and *Entomophthora* occurred very early in the season and aphids were destroyed without building up. In 1976 aphids were late and were destroyed by predators. Occurrence of parasitoids was rather slight and no aphids were found to be infected by any *Entomophthora* during the season because of the exceptional heat-wave and dryness. In 1977 *M. dirhodum* and especially *S. avenae* built up by the flowering and probably consequently caused some yield losses, because they could develop early in the season without being controlled by parasitoids and *Entomophthora* in may and beginning of june. An epizootics destroyed the populations by the end of june.

Temperature appears to play a special prominent role during winter when it allows the aphids and their parasitoids to overwinter or not. On the other hand temperatures of may and june do not appear to be important. Last but not least auxiliaries may control populations efficiently only when they occur early in the season (before heading) and when they are numerous.

Special problems are set by *R. padi* the populations of which were very low and which seems to build up especially early in the spring during the stem extension and during the autumn on corn.

Zusammenfassung

Zur Biologie der Getreideblattläuse in Westfrankreich

I. — *Verteilung und Entwicklung von* Sitobion avenae *F.*, Metopolophium dirhodum *Wlk., und* Rhopalosiphum padi *L. auf Winterweizen in den Jahren 1974 bis 1977 in der Nähe von Rennes.*

In Westfrankreich sind die Getreideblattläuse *Metopolophium dirhodum*, *Rhopalosiphum padi* und *Sitobion avenae* rein anholozyklisch. Die Entwicklung ihrer Populationen wurde von 1974 bis 1977 in der Nähe von Rennes (Bretagne) auf Winterweizen beobachtet. Die genannten Blattläuse verteilen sich nicht in gleicher Weize auf der Wirtspflanze : *M. dirhodum* wandert von den unteren bis zu den obersten Weizenblättern, wenn die unteren Blättern austrocknen. *S. avenae* klettert schon zu Beginn des

Ährenschusses auf die Ähre und vermehrt sich dort am meisten. Der Prozentsatz von *S. avenae* auf Blättern und Ähre variiert von Jahr zu Jahr und wahrscheinlich auch auf Grund verschiedener Factoren, die von der Physiologie der Wirtspflanze abhängen.

Drei verschiedene Entwicklungsarten von *M. dirhodum* und *S. avenae* wurden unterschieden :

Die parasitierenden Hymenopteren und die Entomophthoren waren 1974 und 1975 sehr früh anwesend. Sie kontrollierten die Blattlauspopulationen so, dass keine Pullulation eintrat.

1976 wurde der späte Blattlausbefall von Prädatoren vernichtet. Der Einfluss der parasitierenden Hymenopteren war schwach und man fand auf Grund der aussergewöhnlichen Hitze und Trockenheit keine von Entomophthoren infizierte Blattlaus.

1977 vermehrten sich *M. dirhodum* und vor allem *S. avenae* schon während der Blüte und verursachen voraussichtlich Ertragsverluste. Die Blattläuse konnten sich früh entwicklen ohne von Parasiten und Entomophthoren kontrolliert zu werden. Eine Entomophthoraseuche vernichtete die Blattlauspopulationen Ende Juni.

Temperatureinflüsse scheinen vor allem im Winter eine wichtige Rolle zu spielen, da sie die Überwinterung der Blattläuse und der Parasiten im aktiven Zustand erlauben oder unterbinden. Dagegen sind die Mai und Junitemperaturen unwichtig.

Die Nützlinge können die Blattlauspopulationen nur dann wirksam kontrollieren, wenn sie früh, noch vor dem Ährenschuss auftreten.

R. padi scheint sich hauptsächlich auf Getreide während des Hochwuchses und auf Maïs im Herbst zu vermehren. Seine Populationdynamik ist in Westfrankreich noch unzureichend erforscht.

Références bibliographiques

ANGLADE P., 1969. Essais d'estimation des dégâts provoqués sur le blé par la présence de colonies abondantes de *Macrosiphum avenae* Fab. *Rev. Zool. agric.*, **68,** 17-25.

BAYON F., 1976. Importance de la Jaunisse nanisante de l'Orge (JNO ou BYDV) et des pucerons sur céréales en Poitou-Charentes : — incidence économique de la jaunisse, — étude des moyens de lutte contre les pucerons vecteurs de viroses. *La Défense des Végétaux*, **188,** 1-16.

DEAN G. J. W., LUURING B. B., 1970. Distribution of aphids in cereals crops. *Ann. appl. Biol.*, **66,** 485-496.

DEAN G. J. W., 1973. Distribution of aphids in spring cereals. *J. appl. Ecol.*, **10,** 447-462.

DEAN G. J. W., 1974. Effect of temperature on the cereal aphids *Metopolophium dirhodum* Wlk., *Rhopalosiphum padi* L. and *Macrosiphum avenae* F. (Hem. *Aphididae*). *Bull. Ent. Res.*, **63,** 401-409.

DEDRYVER C. A., 1978. Facteurs de limitation des populations d'*Aphis fabae* Scop. dans l'Ouest de la France. III. — Répartition et incidence des différentes espèces d'*Entomophthora* dans les populations. *Entomophaga* **23,** 137-151.

DEDRYVER C. A., VIBLE J. C., ANGLADE P., 1977. Evolution des populations de *Rhopalosiphum padi* L. et de *Macrosiphum* (*Sitobion*) *avenae* F. (Homoptères, *Aphididae*) en 1975, sur blé dur en Gironde. Action régulatrice des *Entomophthora*. Influence sur le rendement. *Rev. Zool. agric.*, **77,** 50-62.

DEDRYVER C. A., ROBERT Y., 1977. Quelques problèmes épidémiologiques posés par l'évolution de la répartition verticale de *Rhopalosiphum padi*, *Acyrthosiphon* (*Metopolophium*) *dirhodum* et *Macrosiphum* (*Sitobion*) *avenae* sur céréales. *Ann. Phytopath.* **9,** 267-271.

JOHNSON B., 1959. Effect of parasitization by *Aphidius platensis*. Brethes on the developmental physiology of its host, *Aphis craccivora* Koch. *Ent. exp. appl.*, **2,** 82-99.

LAPIERRE H., 1976. Problèmes posés par les virus des céréales en France. *Défense Vég.*, **178,** 66-75.

LARGE E. C., 1955. Growth stages in cereals illustration of the Feekes Scale. *Pl. path.*, **3,** 128-129.

LATTEUR G., 1973. Etude de la dynamique des populations des pucerons des céréales. Premières données relatives aux organismes aphidiphages en trois localités différentes. *Parasitica*, **29,** 134-151.

MÜLLER F. P., 1964. Merkmale der in Mitteleuropa an Gramineen lebenden Blattläuse (*Homoptera* : *Aphididae*). *Wissenschaftliche Zeitschrift der Universität Rostock*, **13,** 269-278.

RAUTAPÄA J., 1976. Population dynamics of cereal aphids and method of predicting population trends. *Ann. Agric. Fenn*, **15,** 272-292.

REMAUDIERE G., DEDRYVER C. A., LATGE J. P., LECLANT F., PAPIEROK B., ROBERT Y., 1976. Réflexions sur les récentes pullulations de pucerons sur les épis de céréales en France. **178,** 76-83.

ROBERT Y., 1969. Premières observations sur la biologie de *Capitophorus horni* Börner (Homoptera : Aphididae) dans l'Ouest de la France. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **1,** 39-54.

ROBERT Y., RABASSE J. M., ROUZE-JOUAN Joëlle, 1972. Régulation naturelle des populations de *Capitophorus horni* Börner (Hom. : *Aphididae*) par hyménoptères et Entomophthorales. *Entomophaga*, **17,** 59-69.

ROBERT Y., RABASSE J. M., ROUZE-JOUAN Joëlle, 1974. Sur l'utilisation des pièges jaunes pour la capture de pucerons en culture de pomme de terre. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **6,** 349-372.

ROBERT Y., ROUZE-JOUAN Joëlle, 1975. Etude des populations ailées des pucerons des céréales: *Acyrthosiphon* (*Metopolophium*) *dirhodum* Wlk., *A.* (*M.*) *festucae* Wlk., *Macrosiphum* (*Sitobion*) *avenae* F., *M.* (*S.*) *fragariae* et *Rhopalosiphum padi* L. en Bretagne de 1966 à 1975 ; examen des possibilités de prévision des attaques. *C. R. Acad. Agric. Fr.*, 16 (séance du 19.11.1975).

STERN V. M., 1967. Control of Aphids attacking barley and analysis of yield increase in the imperial Valley, California. *J. econ. Entomol.*, **60,** 485-490.

VICKERMAN G. P., 1977. Monitoring and forecasting insect pests of cereals. *Proceedings* 1977 *British crop Protection conference. Pest and diseases*, 227-234.

WAY M. J., 1973. Population structure in aphid colonies. *Entomol. Soc. New Zealand*, **2,** 76-84.

WETZEL T., FREIER B., 1975. Kenntnis der Vermehrungspotenz und des Massenwechsels von Getreideblattlaüsen als Voraussetzung zur Prognose und gezielten Bekämpfung. *Arch. Phytopathol. Pflanzenschutz*, Berlin, **11,** 133-152.

WRATTEN S. D., 1975. The nature of the effects of the aphids *Sitobion avenae* and *Metopolophium dirhodum* on the growth of wheat. *Ann. appl. Biol.*, **79,** 27-34.

Ann. Zool. Écol. Anim., 1978, **10** (3), 507-514.

Mise en évidence d'une infection bactérienne chez les vers de terre

F. HEITOR, N. BOEMARE * et A. AMARGIER *

Estação Agronomica Nacional, Oeiras, Portugal
** Station de Recherches de Pathologie Comparée, INRA-CNRS, 30380 St. Christol, France*

Résumé

Une maladie bactérienne des vers de terre *Eisenia foetida* Sav. et *Lumbricus terrestris* L. a été mise en évidence à partir des cas de maladies spontanées. Elle se manifeste par des renflements localisés à certains métamères, par un relâchement musculaire, la contraction des parties intersegmentaires et dans certains cas par l'autotomie des parties nécrosées. Des lésions profondes, avec présence de foyers bactériens ont été notées dans le cœlome et dans divers organes ainsi que la phagocytose par certains cœlomocytes. L'agent responsable est une espèce du genre *Aeromonas* dont les propriétés sont voisines de l'espèce *A. hydrophila* pour laquelle une action pathogène a été signalée chez les Vertébrés à sang froid après injection mais non par ingestion ou contact. Elle s'est montrée être un pathogène de blessures puissant. Son aptitude à provoquer une septicémie progressive est discutée en fonction des particularités anatomiques des Oligochètes. L'étude histologique permet d'envisager les modalités de la réaction de l'animal à cette agression, et les expériences d'infection, un rôle écologique de l'enchaînement blessure-infection à *Aeromonas*.

L'importance des vers de terre pressentie depuis un siècle a été remarquablement soulignée en France ces dernières années par Bouche (1972). Par leur action mécanique de transfert des composés élaborés par les producteurs photosynthétiques, ils apportent de la matière organique vers les microorganismes du sol, procurent à ce dernier une meilleure aération qui favorise ainsi certains types microbiens et par les turricules excrémentaires qu'ils émettent, ils réalisent une meilleure dispersion de cette flore particulière et une distribution des composés des cycles biogènes.

Malgré cette importance les facteurs influençant la dynamique de leur population sont assez peu étudiés et en particulier le rôle des maladies reconnu comme essentiel dans les populations de nombreux invertébrés est ici pratiquement inconnu. En effet, sans envisager une phase expérimentale des recherches, on peut dire que celle de l'observation des maladies spontanées n'est pas encore commencée. Bouche (1972) note qu'aucune maladie bactérienne n'est connue et souligne que des mécanismes de protection vis-à-vis des bactéries doivent exister et mériteraient d'être étudiés. Heimpel (1966) mentionne une bactérie sporulée isolée de certaines parties du corps d'*Eisenia foetida* Sav. lorsque ces vers étaient mis en élevage dans des pots où la terre contenait un abrasif. Enfin au cours d'essais à l'aide de produits commerciaux à base de *Bacillus*

thuringiensis en vue de la lutte microbiologique, Smirnoff et Heimpel (1961) ont montré un effet à très fortes doses sur *Lumbricus terrestris* L.

Cependant lorsqu'on poursuit des observations systématiques dans les milieux naturels, le sol ou le fumier, en vue de rechercher des anomalies chez les vers de terre, on peut noter des symptômes ou des comportements inhabituels ainsi que des lésions souvent prononcées chez quelques individus surtout lorsque les observations sont faites sur des vers blessés après les labours.

Au cours de telles prospections pathologiques dans les populations d'*E. foetida* et de *L. terrestris*, au Portugal et en France, nous avons récolté des individus affaiblis ayant une moindre vivacité, de couleur anormale, présentant des lésions et des renflements sur certains segments. Nous avons engagé à partir de ces exemplaires une étude en vue de préciser les symptômes, les lésions histologiques, d'isoler l'agent pathogène et de définir expérimentalement le mode d'action du microorganisme.

Matériel et méthodes

Animaux employés

Les espèces étudiées sont *Eisenia foetida* Sav. et *Lumbricus terrestris* L. (Annélides Oligochètes Lumbricidae) dont l'habitat est le compost, le fumier et la terre de culture. Les exemplaires prélevés dans la nature sont maintenus en élevage dans les mêmes milieux à 20 °C. Les sujets présentant des anomalies sont conservés séparément en vue de l'étude pathologique.

Méthodes histologiques

Les vers de terre sains et infectés ont été fixés au liquide de Carnoy, deshydratés dans l'alcool butylique et inclus dans le Paraplast. Les coupes ont été colorées par les méthodes de l'hémalun-éosine, de l'hémalun-picro indigo carmin, ainsi qu'avec le colorant de Giemsa dilué différencié par l'alcool amylique afin de rechercher des bactéries dans les tissus.

Méthodes bactériologiques

Les individus malades sont désinfectés extérieurement à l'alcool-éther et on réalise un prélèvement au niveau des portions métamériques renflées. Une fraction de ce prélèvement sert à ensemencer une gélose nutritive et divers milieux enrichis qui sont mis à incuber en aérobiose pour un lot et en enceinte anaérobie pour l'autre lot. D'autres fractions du prélèvement sont destinées à des contrôles mycologiques et virologiques.

L'identification des souches obtenues après isolement et purification répond aux protocoles habituels grâce à l'emploi des milieux distribués en France par l'Institut Pasteur et l'Institut Mérieux et les plaques de microtests Apisystem.

Méthodes de pathologie expérimentale

Le contrôle de l'infectiosité des souches bactériennes est effectué par injection et par blessure.

Après désinfection à l'alcool-éther du tégument de l'Annélide, les différentes dilu-

tions de la suspension du germe purifié sont injectées à l'aide d'un micro-inoculateur dans la région postclitellienne en évitant de léser l'intestin.

Dans le cas d'essais d'infection par blessure une corrosion de l'épiderme est pratiquée aseptiquement avec de la poudre de silice, l'animal étant mis en contact avec le germe après cette opération et maintenu en boîtes de Pétri sur papier filtre humecté.

I. — Symptômes et histopathologie

Les animaux malades ont des segments dilatés. Ces tuméfactions sont circonscrites nettement à certains métamères et provoquent des anomalies dans la reptation du ver. Les individus infectés perdent de leur vivacité et répondent faiblement aux excitations extérieures. Leur couleur est moins vive. Dans certains cas avancés de la maladie on observe une faible pression hydrostatique de l'individu qui se détend complètement ; ce phénomène conduit à des autotomies réflexes tendant à séparer les parties lésées.

Des prélèvements du liquide cœlomique au niveau des tuméfactions montre la présence en quantité abondante de bactéries en forme de bâtonnets à bouts arrondis mobiles, de cœlomocytes altérés (probablement de la lignée phagocytaire) et des cellules détachées du tissu péritonéal.

L'examen des coupes histologiques réalisées dans les zones atteintes a montré la présence de très nombreuses bactéries au niveau des blessures et dans les cavités cœlomiques ; de plus une forte densité de cœlomocytes a été notée ; ces derniers phagocytant des bactéries.

II. — Isolement et étude de l'agent pathogène

Les contrôles mycologiques et virologiques n'ont pas permis de mettre en évidence un agent cryptogamique ou un virus dans le type de lésion décrit.

Les isolements sur gélose nutritive (aucun germe spécialement exigeant n'a été trouvé sur les milieux enrichis) mettent en évidence l'existence d'une souche bactérienne prépondérante, le plus souvent seule présente, dans les prélèvements effectués et se cultivant en aérobiose et anaérobiose aux températures de 25 à 30 °C. Nous avons entrepris la détermination de la bactérie précédente en raison de l'infectiosité constatée. Les quelques autres souches isolées dans certains cas n'ayant pas donné de résultats notables du point de vue de la pathologie expérimentale ont été mises en réserve.

Caractères morphologiques

La bactérie est un bacille Gram —, asporulé de 1 à 2 μm, aux extrémités arrondies et a une ciliature polaire. Sa morphologie est identique à celle de l'espèce observée sur les frottis réalisés directement après le prélèvement.

Propriétés respiratoires

La souche se cultive en présence ou en absence d'oxygène. Elle attaque les glucides par voie fermentative sur MEVAG sans production de gaz. Elle est oxydase +, catalase + et réduit les nitrates. C'est donc une Vibrionaceae.

Propriétés définissant le biotype isolé

L'ensemble des propriétés caractérisant la souche, énuméré dans le tableau 1, permet de la placer dans le genre *Aeromonas* et parmi les sous-espèces d'*Aeromonas hydrophila* ne produisant pas de gaz (Bergey's manual, 1974) avec les quelques différences suivantes : faible activité protéolytique, mais action sur la caséine ; *Aeromonas hydrophila* est rhamnose — et saccharose + et notre souche a les réactions inverses. Néanmoins les caractères : SH_2 —, arginine dihydrolase +, uréase —, galactosidase +, d (+) et 1 (—) xylose —, adonitol —, dulcitol —, tréhalose +, amidon et glycogène + sont des caractères majeurs et conformes à l'espèce-type.

Etude expérimentale

La reproduction expérimentale de la maladie par contamination avec la bactérie isolée a été essayée par trois voies d'infection : inoculation dans la cavité cœlomique, contamination de blessures et ingestion associée au contact direct à cause du comportement de l'animal.

L'injection de suspensions bactériennes même très diluées, a toujours provoqué une infection rapide, pendant quelque temps assez limitée à un segment puis, dans certains cas, se généralisant sur le corps entier. Les symptômes accompagnant l'infection sont le gonflement du segment, le relâchement musculaire, des troubles de locomotion et des contractions des limites intersegmentaires surtout dans la partie caudale et souvent l'autotomie.

Les lésions histologiques sont déjà très prononcées 24 h après l'injection des bactéries. Les bactéries sont présentes en grand nombre non seulement dans les cavités cœlomiques mais aussi entre les fibres musculaires où elles forment des foyers en profondeur. Elles sont souvent situées près des cœlomocytes et des cas de phagocytose par ce type de cellules sont notés.

La structure de la plupart des tissus est très altérée, les limites cellulaires deviennent imprécises signalant le début de la lyse.

En outre des éléments de taille et de forme variable (1 à 4 μm) sans structure, fortement colorés par le Giemsa, sont nombreux. Ces corps n'ayant pas été observés chez les témoins, il pourrait s'agir de substances élaborées à la suite de l'infection.

Ces observations caractérisent une infection bactérienne tendant vers une généralisation au niveau de divers organes et témoignant du pouvoir pathogène élevé de la souche isolée.

Lorsque la contamination bactérienne a lieu sur une blessure cutanée produite par un frottement abrasif, localisé, 30 mn, 1 h et 3 h plus tôt, des symptômes comparables à ceux décrits plus haut sont apparus sur environ 20 p. 100 des animaux. Ils ont été visibles, dans quelques cas, 48 h après la contamination et, plus tardivement, sur la plupart des vers et ont évolué le plus souvent vers une mortalité s'échelonnant sur une quinzaine de jours.

L'étude histopathologique a révélé la présence de bactéries dans la cavité cœlomique dès la sixième heure après contamination lorsque les symptômes externes étaient précoces, plus tard dans d'autres cas. Ces observations étaient positives non seulement au niveau de la blessure mais aussi pour l'ensemble du segment. Aux stades

TABLEAU 1

*Propriétés de l'*Aeromonas d'Eisenia fœtida Sav. *et de* Lumbricus terrestris *L.*

Propriétés respiratoires

aéroanaérobie
métabolisme fermentatif du glycérol et du glucose sans production de gaz
Oxydase + catalase +, nitrate-réductases +

Activité protéolytique

protéolyse de la gélatine	×	arginine-dihydrolase	+
protéolyse de la caséine	+	lysine-décarboxylase	—
production de SH_2	—	Ornithine-décarboxylase	—
production d'indole	+	tryptophane-désaminase	—
uréase	—	phénylalanine-désaminase	—

Activité glucidolytique

production d'acétoïne	—
réaction RM	+
galactosidase	+
citrate	×

Acidification en présence des glucides :

PENTOSES		HEXOSES	
d(—) arabinose	—	galactose	+
l(+) arabinose	+	d(+) glucose	+
ribose	+	d(—) fructose	+
d(+) xylose	—	d(+) mamnose	+
l(—) xylose	—	l(—) sorbose	—
rhamnose	+		

DISACCHARIDES		POLYSACCHARIDES	
d(+) cellobiose	—	inuline	—
maltose	+	dextrine	×
lactose	—	amylose	—
d(+) mélibiose	—	amidon	+
saccharose	—	glycogène	+
d(—) tréhalose	+		

TRISACCHARIDES		GLUCOSIDES	
d(+) mélézitose	—	méthyl-xyloside	—
d(+) raffinose	—	méthyl-d-mamnoside	—
		méthyl-d-glucoside	—

POLYOLS			
Glycérol	×	N-acétyl-glucosamine	+
érythritol	—	amygdaline	—
adonitol	—	arbutine	+
dulcitol	—	esculine	+
mésoinositol	—	salicine	+
mannitol	+		
sorbitol	—		

Légende : + caractère positif,
— caractère négatif,
× caractère tardivement positif.
Lorsque l'isomère optique glucidique n'est pas précisé, il s'agit du racémique.

plus avancés de l'infection (24 h) des foyers de bactéries étaient présents en grand nombre, même dans d'autres segments, dans la cavité cœlomique et dans divers tissus, notamment entre les fibres musculaires. L'ensemble de l'image histopathologique est alors semblable à celle décrite lors de l'infection par inoculation y compris la présence de phagocytose par certains cœlomocytes.

Il est à préciser, au cours des stades avancés de l'infection, que les tissus constituant les dissépiments intersegmentaires présentent aussi des lésions décrites plus haut et renferment des foyers bactériens. Ce renseignement nous paraît intéressant à donner en vue de la compréhension de la progression de l'infection chez les Oligochètes chez lesquels des particularités anatomiques sont à prendre en considération.

Enfin, nous devons faire état de l'absence d'infection et de mortalité pour la grande majorité des essais de contamination expérimentale par voie buccale et par contact (les deux voies sont difficilement séparables). Les quelques cas de maladies et de mortalité présentent des symptômes et des lésions semblables aux précédents. Ils sont probablement imputables à la présence de blessures accidentellement produites avant l'expérience et dont les traces ont été décelées sur les vers concernés.

Enfin, il nous semble utile de mentionner une observation histopathologique faite sur des vers infectés par inoculation intracœlomique de cultures bactériennes. Il s'agit d'animaux dont le tégument a été rigoureusement nettoyé et désinfecté par frottement avec de l'alcool absolu avant et après l'injection et maintenus sur du papier filtre stérile et après fermeture du lieu de la piqûre. Or, alors que la couche de mucus produite sur le tégument pour les vers témoins désinfectés de la même manière était exempte de bactéries, celle des animaux ayant subi une injection depuis 24 h en renfermait en assez grand nombre. Ces germes ont présenté les caractères de la souche injectée. Il paraît donc probable que ces bactéries ont été éliminées à travers le tégument.

Conclusions

Les observations des maladies spontanées complétées par les essais de reproduction expérimentale ont mis en évidence chez les vers de terre *Eisenia fœtida* et *Lumbricus terrestris* des affections mortelles d'origine bactérienne.

L'étude en histopathologie a montré que la bactériose concerne différents tissus des cavités cœlomiques et révèle un processus pathogène prononcé et souvent rapide.

Les bactéries isolées de la cavité cœlomique appartiennent au genre *Aeromonas* d'après les tests morphologiques et biochimiques réalisés et en particulier à un biotype voisin d'*A. hydrophila* (Archinet, 1972). L'identification de ce genre confère à la maladie découverte un caractère particulièrement intéressant. En effet, ces germes ubiquistes présents dans le sol, l'eau et l'intestin des vertébrés et des invertébrés (Hugh, 1970) sont aussi responsables de maladies non seulement chez les vertébrés supérieurs mais aussi chez les vertébrés à sang froid tels les Poissons, les Batraciens et les Reptiles (« red leg » de la grenouille, « red mouth » des Salmonidae, « red pest » des Cyprinidae, Ghittino, 1972). Ces affections sont caractérisées à la fois par des bactériémies et des nécroses localisées appelées furonculoses (Snieszko et Axelrod, 1971). Toutes différences anatomiques respectées, on peut également remarquer dans la maladie du ver de terre un double mode d'action révélé par l'histopathologie : une infection généralisée de cœlomes et une localisation précise qui ne présente pas la

forme typique d'un furoncle mais montre certaines analogies histopathologiques avec une telle formation.

C'est précisément à ce sujet qu'on doit tenir le plus grand compte de l'anatomie et de la physiologie des Oligochètes. En effet, les différentes portions métamériques de ces animaux représentent des éléments anatomiques distincts ne communiquant entre eux que par un sphincter périneural. Ainsi on peut comprendre que la généralisation d'une septicémie sur l'animal entier n'est pas un caractère courant de la maladie tout au moins au cours de l'évolution de celle-ci et qu'on observe des segments fortement altérés pouvant voisiner avec d'autres dépourvus de symptômes et même de lésions. C'est lorsque les vaisseaux sont lésés par l'action de la bactérie que cette dernière est véhiculée dans le corps de l'animal et que son action peut alors se généraliser. Autrement le passage d'un segment à l'autre semble être la suite des altérations profondes du tissu des dissépiments ou des cœlomocytes circulants.

Nos études ont montré aussi l'activité des cœlomocytes dans la réaction antibactérienne. En effet, des bactéries phagocytées ont été rencontrées incorporées dans le cytoplasme de cellules qui sont, sans aucun doute les cellules circulantes de la lignée phagocytaire (leucocytes). L'activité phagocytaire est donc liée aux cellules du cœlome et non aux vaisseaux sanguins, en général dépourvus d'éléments figurés. Il est utile de porter une attention à l'observation de la présence de bactéries dans le mucus entourant le ver de terre après infection par injection et après désinfection et nettoyage minutieux du tégument. En effet, compte tenu de la possibilité signalée chez plusieurs Oligochètes de la sortie de mucocytes par les pores cœlomiques lors de la sécrétion du mucus, on pourrait envisager en même temps celle de bactéries multipliées dans le cœlome et véhiculées par ceux-ci.

La fragmentation de corps d'Oligochètes au cours de cette maladie bactérienne appelle quelques remarques. Lors de certains cas de parasitisme de ces animaux notamment par des Grégarines on a noté l'enkystement du parasite par des leucocytes et après acheminement de ces kystes dans la portion postclitellienne, leur élimination tout au moins partielle par autonomie de l'extrémité caudale (Avel, 1953 ; Keilin, 1927, cité par Grasse, 1953). Il est probable que les fragmentations que nous avons notées au cours de cette maladie bactérienne correspondent à un tel processus. Cependant il faut également préciser qu'un symptôme régulièrement observé au cours de cette maladie est la fragmentation partielle consistant en un étranglement très prononcé entre les segments surtout près de ceux qui sont atteints, sans séparation complète des métamères. Il s'agit probablement ici d'un réflexe d'autotomie, dont la nature reste à préciser, déclenché directement par les altérations pathologiques qui ont lieu à proximité des segments atteints par la bactérie.

Enfin les modes d'infection conduisant au développement de la maladie paraissent avoir une signification importante compte tenu de l'écologie des vers de terre. Les infections évoluant très rapidement après injection de la bactérie directement dans les cavités cœlomiques attestent la virulence et l'affinité de la souche isolée vis-à-vis du milieu interne du ver de terre. D'un autre côté la facilité remarquable avec laquelle la bactérie peut contaminer les blessures expérimentales, même de faible dimension, permet de conclure à l'importance que peut avoir cette maladie dans l'écologie de cet animal fréquemment exposé à des blessures comme en témoignent des nécroses du tégument souvent observables. En dépit d'un système immunitaire maintes fois supposé efficace (et restant à démontrer) l'enchaînement blessure-infection peut conduire à une

bactériose grave ou mortelle lorsque la contamination par *Aeromonas* a lieu. Ainsi la présente étude expérimentale conduite à partir de cas pathologiques spontanés doit être prise en considération lors de l'évaluation du rôle des différents facteurs dans la dynamique des populations de lombrics dont l'importance pour la biologie des sols est de plus en plus reconnue.

Reçu pour publication en juillet 1978.

Summary

A bacterial infection in earthworms

A bacterial infection has been observed in naturally occurring diseases of the earthworms *Eisenia foetida* Sav.and *Lumbricus terrestris* L. It is revealed by localized swellings of some metameres, a loosening of the muscular tissues, the contraction of the intersegmentary parts and, in few cases, by the autotomy of necrotized parts. Important lesions with colonies of bacteria have been noticed in the cœlome and in various organs as well as phagocytosis by some coelomocytes. The responsible agent belongs to the *Aeromonas* genus. Its properties are close to those of *A. hydrophila* for which some pathogenic effect has been reported on cold-blooded vertebrates after injection but not after feeding or direct contact. It has proved to be a severe wound parasite for the earthworms. Its ability to cause gradual septicaemia is discussed with regards to the anatomical particularities of Oligochaetes. A histological study enables us to recognize a reaction of the host to this agression, and experimental infections show the ecological role of the injury-infection enchainement.

Références bibliographiques

ARCHINET F., 1972. Aeromonas, in Daguet G. J., *Techniques de Bactériologie*, T1, *Aérobies*, 369-372. Flammarion, Paris.

AVEL M., 1953. Oligochètes, in Grasse P.-P. Traité de Zoologie. Masson et Cie, Paris, 288-384.

BOUCHE M. B., 1972. Lombriciens de France. Ecologie et Systématique. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, n° H. S., 541-575.

BUCHANAN R. E., GIBBONS N. E., 1974. Bergey's manual of determinative bacteriology 8e éd. Williams et Wilkins Co., Baltimore.

GHITTINO P., 1972. Bacterial fish diseases, in Mawdesley-Thomas L. E., *Diseases of fish*, *Symp. zool. Soc. Lond.*, **30,** 25-38.

GRASSE P.-P., 1953. Sporozoaires, in Grasse P.-P. Traité de Zoologie. Masson et Cie, Paris, 601.

HEIMPEL A. M., 1966. A crystalliferous bacterium associated with a « blister disease » in the earthworm *Eisenia foetida* Sav. *J. Invert. Pathol.*, **8,** 295-298.

HUGH R., 1970. *Pseudomonas* and *Aeromonas*, in Blair J. E., Lennette E. H., Truant J. P., Manual of clinical microbiology, *Ann. Soc. Microbiol.*, n° H. S., 175-190.

SMIRNOFF W. A., HEIMPEL A. M., 1961. Notes on the pathogenicity of *Bacillus thuringiensis* var. *thuringiensis* Berliner for the earthworm *Lumbricus terrestris* L. *J. Invert. Pathol.*, **3,** 403-408.

SNIESZKO S., AXELROD H., 1971. Diseases of fishes. Graham Bullock David Conroy.

Ann. Zool. Écol. Anim., 1978, **10** (3), 515-524.

Variabilité à l'intérieur d'une population de *Ceratitis capitata* * élevée sur un milieu naturel non renouvelé * (*Diptera : Trypetidae*)

D. DEBOUZIE

avec la collaboration technique de D. LONGCHAMBON

Laboratoire de Biométrie (associé au CNRS)
Université Claude Bernard
43, *bd du* 11-*novembre* 69621 *Villeurbanne*

Résumé

Dans un premier temps nous simulons au laboratoire le développement, sur une génération, d'une population aux ressources limitées et non renouvelées. Nous laissons pondre cinquante femelles de la mouche méditerranéenne des fruits dans une banane tant que celle-ci demeure attractive. L'étalement du dépôt des œufs et la transformation (biochimique et microbiologique) du milieu au cours de l'expérience entraînent une forte dispersion des émergences.

Dans un second temps nous comparons les adultes obtenus selon leur date d'apparition en les nourrissant de milieu artificiel. Les premières et les dernières femelles qui émergent ont une longévité et une fécondité inférieures à celles des autres femelles. Par contre la longévité et le pouvoir inséminateur des mâles ne dépendent pas de la date d'émergence. La longévité des femelles et leur fécondité sont indépendantes du poids des pupes.

Ces résultats sont interprétés par une auto-transformation du milieu d'abord bénéfique pour les larves puis désavantageuse. Nous tentons enfin une extrapolation de nos résultats aux conditions naturelles.

Introduction

Dans la nature, de nombreuses espèces d'Insectes vivent dans des habitats temporaires, comme les fruits, les cadavres, les bouses. Les ressources alimentaires sont alors limitées et s'épuisent progressivement. Nous avons tenté de simuler cette situation au laboratoire : nous laissons pondre des femelles, d'effectif contrôlé, dans un milieu naturel tant que ce dernier reste attractif. Notre étude, limitée à une seule génération, ne concerne qu'une seule espèce confinée dans un système clos. Malgré ces simplifications, nous montrerons que cette simulation reste celle d'une situation naturelle avec toutes ses difficultés et sa complexité. Par exemple, la qualité de la nourriture varie au cours de l'expérience et selon les répétitions et le rôle fondamental qu'elle joue est difficile à apprécier avec précision. De plus ni la date exacte de dépôt des œufs, ni leur effectif ne sont contrôlés.

Nous avons choisi, comme insecte, la mouche méditerranéenne des fruits, *Ceratitis capitata*, qui peut être élevée au laboratoire sur banane (Sacantanis, 1951) ou sur milieu artificiel (Féron *et al.*, 1958). Dans la nature, *Ceratitis capitata* est considérée comme un ennemi dangereux de nombreuses cultures fruitières (oranges, pêches, agrumes, ...) (Christenson et Foote, 1960).

Une possibilité d'analyse des résultats obtenus dans ce type d'expérience consiste à étudier, dans un second temps, les adultes obtenus en fonction de leur date d'apparition. La dispersion des émergences se révèle importante (chez les charançons : Crombie (1946) ; chez certains Scolytes : Beaver (1974) ; chez *Ceratitis capitata* : Debouzie (1973) ; ...). Les premiers individus qui émergent sont en général plus lourds que les derniers : chez *Drosophila melanogaster* : Robertson et Sang (1944), Sang (1949*a*), Chiang et Hodson (1950), Lints (1963) ; chez *Bombyx mori* : Fayard (1976) ; chez *Ceratitis capitata* : Debouzie (1977). De plus la mortalité nymphale qui traduit l'évolution de la qualité de la nourriture, augmente au cours des émergences (Mukai et Yamazaki (1971) chez *Drosophila melanogaster* ; Debouzie (1977) chez *Ceratitis capitata*). Nous nous proposons de rechercher si les adultes obtenus se différencient au niveau de leur longévité, fécondité ou fertilité mesurées au laboratoire. Il ne sera pas facile d'expliquer la présence ou l'absence de liaisons entre ces paramètres car le système expérimental choisi (alimentation naturelle et durée non contrôlée de la ponte) interdit une étude physiologique très rigoureuse. Par contre nous insisterons sur l'importance des forces sélectives intervenant dans la formation des adultes et sur les conséquences écologiques de l'hétérogénéité de ces derniers.

Matériel et méthodes

La mouche méditerranéenne des fruits est élevée au laboratoire depuis 1966 selon la technique mise au point par Féron *et al.*, (1958) : température de 26 $\pm$ 1 °C, humidité relative de 70-80 p. 100 et photopériode 12 : 12. Les développements embryonnaire et larvaires sur milieu artificiel durent au total en moyenne 8 jours ; les adultes émergent 9 jours après la nymphose des larves. Les mâles ont une espérance de vie de 25 jours et les femelles de 45 jours. La ponte démarre 3 jours après l'émergence, est maximale entre les 5^{e} et 15^{e} jours (en moyenne une femelle pond de vingt à trente œufs par jour), puis décroît régulièrement.

Dans le premier temps de l'expérience (celui de la simulation), cinquante couples (appelés G_0), âgés de 5 jours, sont introduits dans une cage contenant une banane et une coupelle remplie de milieu nutritif pour adultes. La banane ne sera pas renouvelée pendant l'expérience et représente la nourriture des larves. Les mouches G_0 sont retirées des cages 15 jours après leur introduction. A partir du 9^{e} jour d'expérience, les pupes formées de la génération G_1 sont récoltées chaque jour, dénombrées et pesées globalement. La période nymphale, constante pour toutes les pupes, dure 9 jours. Ce sont les adultes formés qui seront étudiés selon leur date d'émergence.

Dans le second temps de l'expérience (celui de l'analyse), tous les adultes G_1 sont groupés selon leur date d'émergence en quatre classes (table 1). La classe A inclut toutes les mouches nées avant le 21^{e} jour d'expérience compris, la classe B celles émergées les 22-23-24^{e} jours, ... Le découpage en quatre classes a été choisi en raison de la forme de la distribution des dates d'émergence. Les adultes G_1 sont nourris sur

TABLEAU 1

Effectifs des mâles et des femelles G_1 selon leur date d'émergence dans quatre répétitions

Classes			A	B	C	D
Date d'émergence (en jours écoulés depuis le début de l'expérience)			⩽ 21	22 à 24	25 à 27	⩾ 28
Effectifs des mâles G_1	Répétition	1	5	37	23	0
		2	0	25	56	26
		3	20	45	24	7
		4	20	64	48	46
Effectifs des femelles G_1	Répétition	1	6	50	27	0
		2	0	32	52	21
		3	29	60	17	2
		4	13	51	51	40

milieu artificiel ; la nourriture et les cages sont changées chaque semaine. Quatre répétitions sont réalisées simultanément. Pour éliminer une partie de la variabilité, les quatre bananes, de poids très voisin, proviennent du même régime.

Nous mesurons les caractères suivants :

— le nombre de mâles et de femelles G_1 morts chaque jour,
— le nombre d'œufs (génération G_2) pondus chaque jour,
— le taux d'éclosion de ces œufs (100 × œufs éclos/œufs repiqués),
— le nombre d'adultes G_2,
— la viabilité larvo-nymphale (100 × adultes G_2 formés/œufs éclos),
— la sex-ratio des adultes G_2 (100 × nombre de mâles/nombre d'adultes).

L'analyse statistique des données est gênée par :

— les effectifs très inégaux des classes (table 1), résultant du caractère asymétrique de la distribution de la date d'émergence (Howe, 1966 ; Debouzie, 1973) ;

— l'absence de certaines classes : A (répétition n° 2) et D (répétition n° 1), dans lesquelles les rares pupes formées sont mortes.

— une importante variabilité due à l'alimentation naturelle et aussi à l'insecte choisi. En effet nous ne maîtrisons pas totalement les conditions d'élevage de *Ceratitis capitata*, qui semble caractérisé par une forte variabilité phénotypique (Chaillou, 1970 ; Féron, comm. pers.).

Résultats

1. — *Caractéristiques des pupes G_1*

Nous avons montré antérieurement (Debouzie, 1977) que le poids moyen des pupes diminue progressivement selon la date de leur formation et que leur mortalité augmente. Nous retrouvons ces résultats (fig. 1*a* et *b*) en remarquant de plus que le poids moyen des premières pupes formées (classe A) peut être inférieur à celui de la classe B (répétition n° 1) et que la mortalité de ces premières pupes peut être supérieure à celle de la classe B (répétition n° 4). On peut aussi noter d'importantes différences entre les quatre répétitions : la répétition n° 4 se caractérise par une valeur élevée

du poids moyen des pupes (8,1 mg contre 6,6 mg pour les trois autres répétitions) et une valeur plus faible de la mortalité des pupes (30 p. 100 contre 60 p. 100 pour la répétition nº 1).

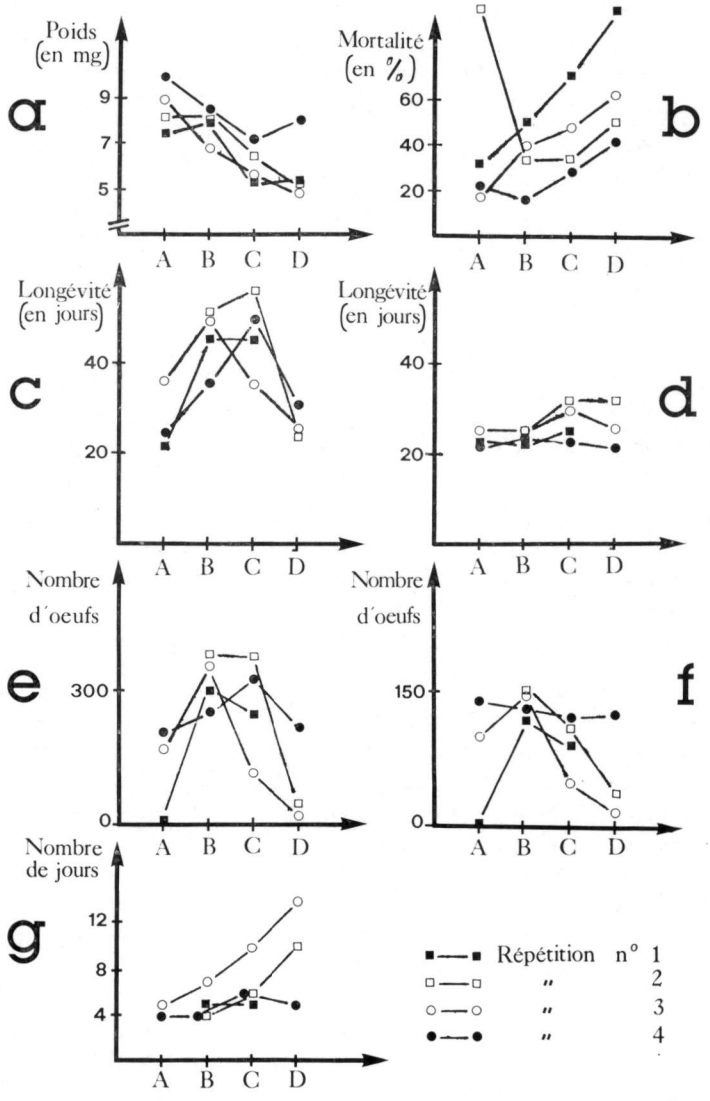


FIG. 1. — *Variations des caractères physiologiques des pupes et des adultes de la génération* G_1 *en fonction de leur date d'apparition.*

a : poids moyen des pupes (les deux sexes ne sont pas différenciés),
b : mortalité de ces pupes,
c : longévité moyenne des femelles,
d : longévité moyenne des mâles,
e : fécondité totale (nombre total d'œufs pondus rapporté au nombre initial de femelles par classe),
f : fécondité calculée jusqu'au 20e jour de la vie imaginale,
g : durée de la période de pré-ponte.

2. — *Longévité des adultes* G_1

2.1. — *Longévité des femelles.*

Les longévités moyennes des femelles varient beaucoup selon leur date d'émergence (fig. 1*c*), les femelles des classes A et D vivant moins longtemps que celles des classes B et C. Une analyse de variance à deux facteurs, avec données manquantes (Wine, 1964, p. 417), indique que ces variations sont significatives ($F(3, 7) = 7{,}81$; $P < 0{,}025$). Une comparaison multiple de ces moyennes (test de Newman-Keuls, niveau d'erreur : 5 p. 100) montre que les longévités des femelles A ou D sont significativement inférieures à celles des classes centrales B ou C. Une analyse factorielle des correspondances (Benzécri, 1973) précise enfin qu'il n'existe pas d'autre facteur important que les moyennes des longévités.

2.2. — *Longévité des mâles.*

Les longévités moyennes des mâles varient peu selon leur date d'émergence (Fig. 1*d*). L'indépendance des deux variables est confirmée par une analyse de variance ($F(3, 7) = 2{,}26$; $0{,}10 < P < 0{,}25$). Par contre l'hétérogénéité entre les répétitions apparaît significative ($F(3, 7) = 5{,}43$; $P < 0{,}05$).

Nous pouvons donc conclure qu'au niveau des longévités les mâles répondent très différemment des femelles à notre système expérimental.

Enfin la longévité moyenne des mâles et des femelles est indépendante du poids moyen des pupes correspondantes (coefficient de corrélation $\rho = -0{,}20$, $n = 14$, $P = 0{,}5$).

3. — *Fécondité des femelles* G_1

Nous avons défini la fécondité moyenne des femelles d'une classe comme le rapport du nombre total d'œufs pondus au nombre initial de femelles (Barker et Podger, 1970). Comme la longévité, la fécondité varie beaucoup selon la date d'émergence (fig. 1*e*) ; une analyse de variance montre que ces variations sont significatives ($F(3, 7) = 4{,}55$; $P < 0{,}05$). De plus une comparaison multiple de ces moyennes (test de Newman-Keuls, niveau d'erreur : 5 p. 100) précise que les femelles des classes A ou D pondent moins que celles des classes B ou C.

Ce résultat, analogue à celui observé pour les longévités des femelles, n'est qu'en partie dû à la forte corrélation existant entre les deux variables ($\rho = 0{,}89$). En effet, si nous considérons la fécondité jusqu'au 20^{e} jour de la vie imaginale pour toutes les classes, nous constatons que l'influence de la date d'émergence demeure significative (fig. 1*f*), sauf dans la répétition n^{o} 4 dans laquelle la fécondité reste constante. Dans les trois autres répétitions, la date d'émergence modifie donc les distributions du nombre d'œufs pondus, en particulier l'amplitude du maximum. De plus, dans les répétitions n^{os} 2 et 3, la date d'émergence modifie la durée de la période pré-ponte (fig. 1*g*) : le démarrage de la ponte est d'autant plus tardif que la date d'émergence est élevée. Un résultat analogue a été observé par Barker et Podger (1970) lors d'expériences de compétition larvaire. Formuler des hypothèses plus précises qu'une influence de la nutrition larvaire requiert des expériences de physiologie sur milieu artificiel.

Comme dans le cas de la longévité, la fécondité totale (fig. 1*e*) est indépendante du poids des pupes ($\rho = 0{,}32$, $n = 14$, $P > 0{,}20$). Dans les expériences sur milieu artifi-

ciel, la présence ou l'absence d'une relation entre poids, longévité et fécondité sont aussi souvent observées car elles dépendent des conditions dans lesquelles le développement s'est déroulé (Robertson, 1957 ; Tantawy et Vetukhiv, 1960 ; Lints et Lints, 1969).

4. — *Fertilité des femelles G_1*

Les variations du taux d'éclosion des œufs G_2, de la viabilité larvo-nymphale et du sex-ratio des adultes G_2 en fonction de la date d'émergence sont représentées respectivement sur les figures 2*a*, 2*b* et 2*c*. La date d'émergence semble n'avoir aucun effet cohérent sur les trois paramètres.

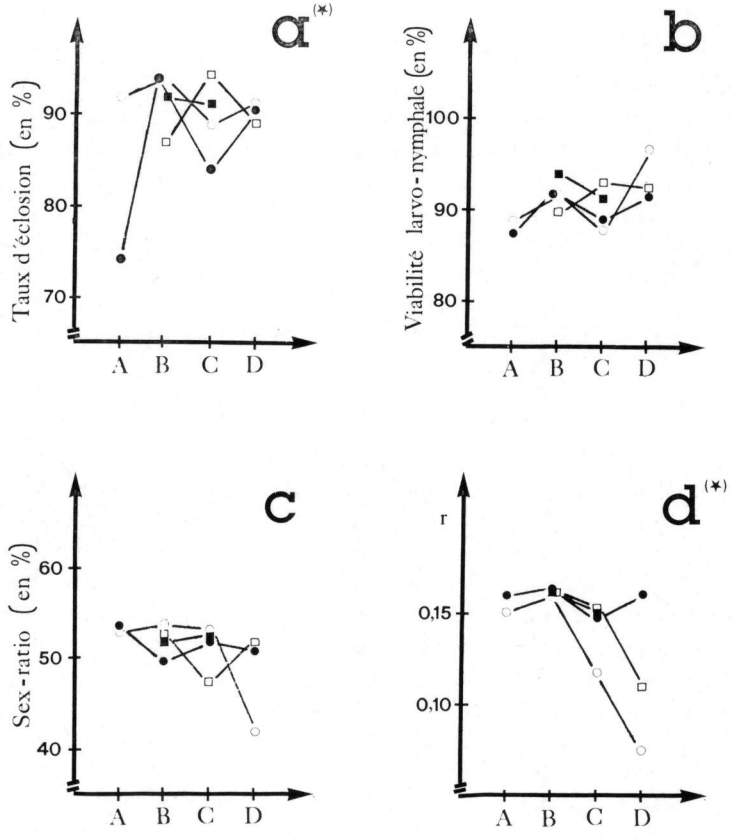


FIG. 2. — *Variations de la fertilité des femelles G_1 et du taux intrinsèque d'accroissement naturel en fonction de la date d'émergence.*

a : taux d'éclosion des œufs G_2 (100 × œufs éclos/œufs repiqués),
b : viabilité larvo-nymphale (100 × adultes/œufs éclos),
c : sex-ratio des adultes G_2 (100 × mâles/adultes),
d : taux intrinsèque d'accroissement naturel r (calculé entre les stades adultes G_1 et G_2).

Les symboles représentant les quatre répétitions sont les mêmes que ceux de la figure 1.
(*) La classe A de la répétition n° 1 n'est pas représentée pour des raisons d'échelle (le taux d'éclosion et r sont nuls).

Un test original (Chessel, comm. pers.) permet de tester l'indépendance entre les paramètres étudiés et les facteurs date d'émergence et répétitions. Pour chaque classe, les données sont présentées de telle façon que leur somme corresponde au nombre total d'œufs repiqués. Le test consiste à comparer, par un χ^2, les nombres d'œufs non éclos, de larves mortes, de pupes mortes, de mâles et de femelles formés dans les différentes combinaisons date d'émergence $\times$ répétitions. Le χ^2 calculé sur l'ensemble des données (ddl $= 44$, $\chi^2 = 406$, $P < 0{,}001$) traduit la forte hétérogénéité induite par la date d'émergence et les répétitions. Cependant on ne peut pas déceler une influence cohérente de l'un ou l'autre des facteurs.

Nous pouvons aussi conclure que dans nos conditions expérimentales la fécondité et la fertilité sont indépendantes.

5. — *Taux intrinsèque d'accroissement naturel*

Le taux intrinsèque d'accroissement naturel r permet de résumer les informations précédentes , nous l'avons calculé entre les stades adultes G_1 et G_2. Ses variations en fonction de la date d'émergence sont représentées dans la figure 2*d*. Hormis la répétition n° 1 pour laquelle $r = 0$, les deux sous-populations A restantes sont caractérisées par une valeur de r égale à celle des classes B. Le taux r diminue pour les classes C et D, sauf pour la répétition n° 4. Ces conclusions sont identiques à celles tirées de la figure 1*f* puisque le taux r dépend surtout du nombre d'œufs pondus au début de la vie des femelles et de la date d'émergence.

Discussion

Nous discuterons des principaux mécanismes responsables de l'étalement des émergences (dépôt continu des œufs et transformation de la nourriture) puis de l'influence de l'hétérogénéité des adultes en dynamique des populations.

Les femelles de la population initiale pondent dans la banane pendant une dizaine de jours jusqu'à ce que la peau devienne noire. Mais nous avons montré antérieurement (Debouzie, 1973) que seuls les œufs pondus pendant les cinq premiers jours contribuent à la génération suivante. Ce résultat a deux conséquences. D'une part, il est peu probable qu'il y ait une différence qualitative entre les premiers et les derniers œufs qui se développent ; une influence maternelle peut être écartée. D'autre part, la date d'émergence des adultes ne peut pas être reliée à une valeur précise de la durée de leur développement. Seule une expérience avec des marqueurs génétiques, comme l'a réalisée Sang (1949*b*), peut préciser cette relation. Ce type d'expérience implique que les marqueurs ne présentent, entre eux, aucune différence de compétitivité ; or cette condition ne peut pas être actuellement satisfaite avec *Ceratitis capitata* (Cavicchi, 1973 ; Rossler et Koltin, 1977).

L'étalement des émergences résulte aussi de la transformation de la nourriture pendant l'expérience. Les effectifs réduits des classes A (10 p. 100 de l'ensemble de la génération) et les valeurs peu élevées des caractères physiologiques de leurs individus (par rapport aux classes B et C) nous laissent supposer que les premières larves ne bénéficieraient pas des conditions optimales pour leur développement. On peut aussi supposer comme Beaver (1974), étudiant plusieurs espèces de Scolytes (Coléoptères),

que « les premières larves ne sont pas capables de croître jusqu'à leur taille maximale si la durée de leur développement est trop réduite ». Ensuite le milieu est transformé à la fois par les larves et les microorganismes. Christenson et Foote (1960) rapportent que les Diptères *Trypetidae* (dont *Ceratitis capitata*) transportent des levures qui accélèrent la décomposition des fruits et favorisent la nutrition des larves. Dans notre expérience la transformation de la nourriture apparaît bénéfique pour les larves puisque les nombreux adultes obtenus dans les classes B et C (74 p. 100 du total) se caractérisent par une capacité reproductrice élevée. La qualité de la nourriture se dégrade enfin, entraînant la mort de nombreuses larves. Par leur effectif réduit et leur faible capacité de reproduction, les adultes des classes D contribueront peu à la génération suivante.

Dans l'état actuel de nos études, il apparaît difficile de préciser la nature des forces sélectives auxquelles sont soumises les larves. En plus de leur variabilité génétique connue en sélection (Cavicchi (1972) chez *Ceratitis capitata*), les larves diffèrent par leur âge, résultant de l'étalement du dépôt des œufs, et, d'une manière générale, par leur aptitude à l'acquisition de la nourriture et par leurs exigences nutritionnelles (Bakker, 1961).

A la suite de la simulation d'une situation naturelle, nous devons nous interroger sur la possibilité d'extrapoler les résultats. Cette extrapolation reste obligatoirement limitée car nous sommes encore très loin de la nature. En particulier les capacités reproductrices des adultes obtenus correspondent à des valeurs théoriques de laboratoire ; de plus, dans la nature, les adultes doivent se déplacer pour contribuer à la génération suivante.

La simulation et l'analyse révèlent une hétérogénéité marquée des adultes obtenus au niveau de leur longévité et de leur capacité de reproduction comme dans de nombreuses populations naturelles. Par exemple, Bell et Lawton (1975) montrent que, parmi les trois cohortes annuelles du triton, la cohorte intermédiaire représente les trois-quarts de l'effectif total et que le taux de mortalité est minimal au milieu de chaque cohorte. Dobson et Morris (1961) ont montré, chez *Leptohylemyia coarctata* (Diptère), que les mouches qui émergent les dernières vivent un peu moins longtemps que les premières. Wellington (1965) enfin, étudiant *Malacosoma californicum pluviale* (Lépidoptère), observe que les premiers adultes formés sont plus féconds et mobiles que les suivants ; il explique ce résultat par la possibilité offerte aux larves qui se développent le plus vite d'accéder à une meilleure nourriture. Ces quelques exemples et nos résultats montrent que les variations de la capacité reproductrice selon la date d'émergence dépendent des interactions complexes au niveau trophique inférieur.

Notons enfin que les individus des classes extrêmes A et D, dont les caractères physiologiques sont inférieurs à ceux des classes centrales, pourraient être éliminés par la sélection naturelle selon un mécanisme analogue à celui de la sélection stabilisante. Dans les populations naturelles, l'élimination des formes extrêmes d'un caractère est fréquemment observée (Mettler et Gregg, 1969). Cependant, pour la classe A, la tendance à l'élimination peut être compensée par l'avantage d'émerger en premier (Beaver, 1974) ; l'égalité des taux intrinsèques d'accroissement naturel des classes A et B rend compte de cet avantage.

La méthodologie utilisée (simulation sur une génération d'une situation naturelle puis analyse des adultes obtenus dans les conditions habituelles du laboratoire) se révèle fructueuse : l'hétérogénéité des adultes nous a conduits à supposer une auto-

transformation du milieu d'abord bénéfique puis désavantageuse. Seules des expériences biochimiques ou microbiologiques pourraient préciser la nature de cette facilitation.

Reçu pour publication en juillet 1978.

Remerciements

Nous remercions vivement MM. J. M. Legay, R. Allemand, C. Biémont, M. Boulétreau, Y. Cohet et J. David pour leur lecture critique du manuscrit. L'analyse statistique des résultats a été réalisée en collaboration avec l'équipe Analyse des Données de notre laboratoire de Biométrie.

Summary

Variation in a population of Ceratitis capitata
fed on natural non renewed food

In nature many insect species live in temporary habitats, the food in which varies in quality and quantity. First this situation is simulated in the laboratory during one generation : we let *Ceratitis capitata* females lay their eggs under the skin of a banana. The continuous egg-laying (lasting at most ten days) and the biochemical or microbiological food transformation during the experiment lead to considerable variation in time of emergence.

In a second step, we experimented with the offspring as adults fed on artificial food under usual laboratory conditions. Big differences between these adults according to emergence date were noted. The first and last females who emerged had a shorter lifespan and then laid fewer eggs than the other females. But the longevity and inseminatory power of the males were not affected by emergence date. Female longevity and total number of eggs laid were independent of pupa weight. In two repetitions, the start of egg-laying was delayed in proportion to emergence date. Female viability (egg hatchability, larva and pupa viability) varied with replicates and emergence date, but no consistent influence could be detected.

These results cannot be explained by maternal influences but intra- and interspecific cooperations of the larvae and microorganisms appear to be a plausible explanation. We try to extrapolate our results to field conditions and show that variations in the reproductive capacity according to emergence date depend on complex interactions at the lower trophic level. Adults which had emerged at extreme times would be selected against by a process similar to stabilizing selection.

Références bibliographiques

BAKKER K., 1961. An analysis of factors which determine success in competition for food among larvae of *Drosophila melanogaster*. *Arch. Neerl. Zool.*, **14,** 200-281.

BARKER J. S. F., PODGER R. N., 1970. Interspecific competition between *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans*. Effects of larval density and short-term starvation on fecundity, egg hatchability and adult viability. *Ecology*, **51,** 855-864.

BEAVER R. A., 1974. Intraspecific competition among bark beetle larvae (*Coleoptera* : *Scolytidae*). *J. anim. Ecol.*, **43,** 455-467.

BELL G., LAWTON J. H., 1975. The ecology of the eggs and larvae of the smooth newt (*Triturus vulgaris* (Linn.)). *J. anim. Ecol.*, **44,** 393-423.

BENZECRI J. P., 1973. L'analyse des données. Tome 2. L'analyse des correspondances. Dunod, Paris.

CAVICCHI S., 1972. Selection for larval developmental rate in *Ceratitis capitata* Wied. *Boll. Zool., Ital.*, **39,** 327-335.

CAVICCHI S., 1973. An orbital bristle mutant in *Ceratitis capitata* Wied. *Genet. agr., Ital.*, **27,** 204-209.

CHAILLOU C., 1970. Etude de l'influence de la présence du pondoir sur la fécondité de *Ceratitis capitata* Wied. (Diptère : *Trypetidae*). Thèse Doct. 3e cycle, Entomol. Paris.

CHIANG H. C., HODSON A. C., 1950. An analytical study of population growth in *Drosophila melanogaster*. *Ecol. Monogr.*, **20,** 173-206.

CHRISTENSON L. D., FOOTE R. H., 1960. Biology of fruit-flies. *Ann. Rev. Ent.*, **5,** 171-192.

CROMBIE A. C., 1946. Further experiments on insect competition. *Proc. Roy. Soc. London*, B, **133**, 76-109.
DEBOUZIE D., 1973. Evolution quantitative d'une population de *Ceratitis capitata* Wied. sur un milieu non renouvelé. Thèse Doct.-Ing., Sc. Biol. (Biol. Appl.), Lyon.
DEBOUZIE D., 1977. Effect of initial population size on *Ceratitis* productivity under limited food conditions. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **9**, 367-381.
DOBSON R. M., MORRIS M. G., 1961. Observations on emergence and life-span of wheat bulb fly, *Leptohylemyia coarctata* (Fall.), under field-cage conditions. *Bull. ent. Res.*, **51**, 803-821.
FAYARD J. M., 1976. Etude biométrique des glandes séricigènes en rapport avec la production de soie chez *Bombyx mori* L., Thèse Doct. 3e cycle, Lyon.
FERON M., DELANOUE P., SORIA F., 1958. L'élevage massif artificiel de *Ceratitis capitata* Wied. *Entomophaga*, **3**, 45-53.
HOWE R. W., 1966. Developmental period and the shape of the curve representing it in stored products beetles. *J. stored Prod. Res.*, **2**, 117-134.
LINTS F. A., 1963. Size in relation to development time and egg-density in *Drosophila melanogaster*. *Nature*, **197**, 1128-1130.
LINTS F. A., LINTS C. V., 1969. Influence of preimaginal environment on fecundity and ageing in *Drosophila melanogaster* hybrids. I. — Preimaginal population density. *Exp. Geront.*, **4**, 231-244.
METTLER L. E., GREGG T. G., 1969. Population genetics and evolution. Prentice-Hall, Inc. Englewood Cliffs, New Jersey.
MUKAI T., YAMAZAKI T., 1971. The genetic structure of natural populations of *Drosophila melanogaster*. X. — Developmental time and viability. *Genetics*, **69**, 385-398.
ROBERTSON F. W., 1957. Studies in quantitative inheritance. XI. — Genetic and environmental correlation between body size and egg production in *Drosophila melanogaster*. *J. Genetics*, **55**, 428-443.
ROBERTSON F. W., SANG J. H., 1944. The ecological determinants of population growth in a *Drosophila* culture. I. — Fecundity of adult flies. *Proc. Roy. Soc. London*, B, **132**, 258-277.
ROSSLER Y., KOLTIN Y., 1977. Fitness of the « apricot eye » mutant of the mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata*. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **70**, 544-548.
SACANTANIS K., 1951. L'élevage permanent de *Ceratitis capitata* Wied. sur banane. *C. R. Soc. Biol.*, **145**, 1802-1805.
SANG J. H., 1949*a*. The ecological determinants of population growth in a *Drosophila* culture. III. — Larval and pupal survival. *Physiol. Zool.*, **22**, 183-202.
SANG J. H., 1949*b*. The ecological determinants of population growth in a *Drosophila* culture. IV. — The significance of successive batches of larvae. *Physiol. Zool.*, **22**, 202-210.
TANTAWY A. O., VETUKHIV M. O., 1960. Effects of size on fecundity, longevity and viability on populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Amer. Natur.*, **94**, 395-403.
WELLINGTON W. G., 1965. Some maternal influences on progeny quality in the western tent caterpillar, *Malacosoma pluviale* (Dyar). *Canad. Ent.*, **97**, 1-14.
WINE R. L., 1964. Statistics for scientists and engineers. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey.

Ann. Zool. Écol. Anim., 1978, **10** (3), 525-544.

Synécologie d'*Ageniaspis fuscicollis* Thoms. (Hyménoptère Chalcidien polyembryonnaire) parasitoïde des Hyponomeutes (Lépidoptères) *

J. P. NÉNON

Laboratoire de Zoologie, U.E.R. Sciences, B. P. 347, 51062 Reims-Cedex

Résumé

Ageniaspis fuscicollis est le parasitoïde le plus important de la biocénose parasitaire des Hyponomeutes (Lépidoptères). Son développement polyembryonnaire induit nécessairement une situation de superparasitisme et lui confère un taux biotique exceptionnellement élevé. Les modalités de ce superparasitisme uni- ou pluriovulaire sont analysées ainsi que les causes de limitation des populations de l'Hyménoptère.

Introduction

L'intérêt justement porté aux Insectes pour lutter contre d'autres Insectes amène à considérer avec une attention particulière, les espèces à développement polyembryonnaire, c'est-à-dire celles présentant un haut pouvoir potentiel de multiplication. Ce remarquable avantage ne doit pas faire oublier que, cependant, ces organismes n'échappent pas plus que les autres à la régulation de leurs populations sans laquelle leurs invasions auraient pour effet d'anéantir leurs hôtes.

Nos investigations ont porté en Champagne, durant 7 ans, sur l'évolution des populations de quatre espèces d'Hyponomeutes et plus particulièrement de l'Hyponomeute du pommier : *Hyponomeuta malinellus* Zell, infestées par un grand nombre d'entomophages parmi lesquels se rangent le Chalcidien polyembryonnaire *Ageniaspis fuscicollis* Thoms.

Nous avons cherché à préciser l'importance et les modalités du parasitisme exercé par ce parasitoïde.

* Extrait d'une thèse intitulée : « Ecologie et biologie du développement d'un entomophage polyembryonnaire *Ageniaspis fuscicollis* Thomson 1975 (Hyménoptère Chalcidien Encyrtidé) », 323 p. Reims 1977.

I. — Nomenclature

Ageniaspis fuscicollis Thomson.
Synonymes : *Encyrtus fuscicollis*, Dalman (1820)
(Svensk. Vet. Akad. Handl 41, p. 338)
Pteromalus cyanocephalus, Bouché (1831)
(Naturg. der Insekt., 1834, p. 167)
Encyrtus cyanocephalus, Goureau (1847)
(Ann. Soc. ent. Fr., V, 1847, p. 244)
Holcothorax fuscicollis, Mayr (1875)
(Verh. Zool. Bot. Ges. Wien XXV, p. 693)
Ageniaspis fuscicollis, Thomson (1875)
(Hymen. Scandin, IV, P 1, 1875, p. 182).

L'Hyménoptère Chalcidien décrit en 1820 par Dalman a reçu postérieurement plusieurs synonymes. Il serait simple et logique de le désigner :

Encyrtus fuscicollis, Dalm, 1820

en référence au droit d'antériorité mais c'est sous la désignation *Ageniaspis fuscicollis* que Marchal (1898 à 1906) fit universellement connaître le Chalcidien à la biologie duquel s'attachait la découverte retentissante du développement polyembryonnaire. Cet embarras n'échappa pas à Martin (1914) qui utilise la très compliquée nomenclature suivante :

Ageniaspis (= *Encyrtus*), *fuscicollis* (Dalm) Thomson

L'usage courant de la nomenclature ne saurait s'encombrer encore de deux noms d'inventeurs. Aussi, nous semble-t-il raisonnable et souhaitable de trancher ce problème de systématique en adoptant la dénomination :

Ageniaspis fuscicollis, Thomson, 1875

en établissant une stricte synonymie avec *Encyrtus fuscicollis*, Dalman, 1820 et corrigeant ainsi une erreur (établie par l'ensemble des publications et des ouvrages postérieurs à Marchal) qui consiste à faire suivre le nom d'un inventeur (Dalman) après la nomenclature binominale établie par un autre inventeur (Thomson).

II. — Distribution géographique et spécificité parasitaire

En Europe, le Suédois Dalman (1820) décrit dans un volumineux et antique mémoire rédigé en latin, cinquante cinq espèces d'*Encyrtus* dont bon nombre sont désormais ignorées de la plupart des faunes même les plus spécialisées. Certaines espèces, lors de la révision ultérieure de la systématique se sont trouvées, il est vrai, infirmées dans leur position première et rangées dans de nouveaux genres et notamment le genre *Ageniaspis* (Dahlbom, 1857).

Les références au mode de vie parasitaire des entomophages du genre *Ageniaspis* sont actuellement nombreuses et s'accordent, pour la plupart, à inféoder ces Hyménoptères aux Lépidoptères.

Toutefois, quelques rares travaux d'intérêt secondaire et tous anciens laissent supposer que certains *Ageniaspis* se reproduiraient également aux dépens de Cochenilles (Homoptères).

Les premières données concernant les hôtes d'*Ageniaspis fuscicollis* sont apportées par l'Allemand Ratzeburg (1844). Cet auteur a obtenu le parasitoïde de quatre espèces d'Hyponomeutes : *Hyponomeuta cognatellus*, *Hyponomeuta evonymella*, *Hyponomeuta padella* et *Hyponomeuta agnatella* et l'aurait également observé dans *Lithocolletis quercifolia* ainsi que dans la cochenille *Coccus aceris*. Il est vraisemblable, au vu de l'ensemble des données ultérieures, que Ratzeburg confondit les espèces d'*Ageniaspis* (*Ageniaspis testaceipes* se reproduisant dans *Lithocolletis*) et peut-être même des genres voisins, en établissant la liste des hôtes d'*Ageniaspis fuscicollis*. Ces erreurs furent probablement répétées par d'autres auteurs à la suite de Ratzeburg. Ainsi selon Mayr (1875), Tschek aurait obtenu *Ageniaspis fuscicollis* d'une *Lithocolletis* de l'aulne, Brischke de *Lithocolletis stettnensis* et Reinhard de *Plusia* (= *Chrysoptera*) *moneta*.

Dans son volumineux catalogue, Thompson (1955) rapporte encore qu'*Ageniaspis fuscicollis* parasite, au Canada, *Lecanium corni* et *Lecanium carye* ce qui serait à rapprocher de la vieille information de Ratzeburg.

A la fin du XIX^{e} siècle, Bugnion (1891) et Marchal (1898) obtiennent *Ageniaspis fuscicollis* de plusieurs espèces d'*Hyponomeuta*. A leur suite, Tragardh (1914) est le seul auteur, au XX^{e} siècle, à signaler en Suède la présence d'*Ageniaspis fuscicollis* dans d'autres espèces que celles du genre *Hyponomeuta*, notamment dans *Ocnerostoma piniariella* et *Dyscedestis farinatella* qui appartiennent à la famille des Hyponomeutidae.

Le parasitisme exercé par l'entomophage sur les Hyponomeutes a été observé sur la plus grande partie de l'Europe par de très nombreux auteurs parmi lesquels nous citerons seulement Junnikala (1960) en *Finlande*, Bilanovkij (1938), Karabaeva et Romanenko (1962) en *URSS*, Voukassovitch (1927, 1929, 1933), Vaclav (1958) et Bogavac (1964) en *Yougoslavie*, Koscielska (1963) en *Pologne*, Friese (1963) en *Allemagne*, Martin (1914) et Ferriere (1963) en *Suisse*, enfin Thorpe (1930) et Beirne (1943) en *Grande-Bretagne*.

— En France, Marchal (1898) étudie le premier cycle complet de développement d'*Ageniaspis fuscicollis* et découvre, à cette occasion, le phénomène de polyembryonie. L. Gaumont (1923) retrouve ensuite l'insecte dans le Gâtinais. Plus récemment, Angelini, Chevrel et R. Gaumont (1950) puis ensuite Trouvelot, Arnoux et Martouret (1954) mentionnent la présence d'*Ageniaspis fuscicollis* dans la biocénose parasitaire d'*Hyponomeuta malinellus* en Normandie.

— En Champagne nous avons obtenu l'entomophage de quatre espèces d'*Hyponomeuta* :

Hyponomeuta malinellus Zeller défoliateur de *Pyrus malus* ;

Hyponomeuta cognatellus Hübner défoliateur de *Evonymus europeus* ;

Hyponomeuta mahalebellus Guénée défoliateur de *Cerasus mahalebellus* ;

Hyponomeuta padellus Linné défoliateur des Rosacées : *Crataegus oxyacantha*, *Crataegus monogyna*, *Prunus spinosa* et *Prunus domestica*.

Ces Hyponomeutes ne présentent pas une monophagie stricte et peuvent s'alimenter aux dépens de plantes nourricières exceptionnelles. Aussi, avons-nous obtenu

des générations successives d'*Hyponomeuta cognatellus* sur des espèces ornementales et exotiques du fusain. En cas de disette, une certaine oligophagie apparaît ; ainsi, *Hyponomeuta malinellus* déprédateur du pommier peut s'alimenter exceptionnellement de prunier. Nos recherches pour déceler la présence du Chalcidien en dehors de quatre espèces d'Hyponomeutes citées plus haut n'ont pas abouti. En 1973 et 1974, l'examen de plus de 500 chenilles d'*Hyponomeuta gigas* * n'a pas permis de retrouver l'Encyrtidé parmi les parasitoïdes de cet Hyponomeute confiné dans sa distribution géographique à l'archipel des Iles Canaries.

Le genre *Ageniaspis* apparaît inféodé à l'ordre des Lépidoptères et l'espèce *Ageniaspis fuscicollis* à la famille des Hyponomeutidae. Cette constation a été confirmée par les substitutions expérimentales d'hôtes précisant la spécificité parasitaire du Chalcidien. L'entomophage se signale donc par une oligophagie restreinte à quelques espèces du genre *Hyponomeuta* et une monophagie stricte par rapport au genre cité.

Ageniaspis fuscicollis peut donc être reconnu, en l'état actuel des données, comme un Encyrtidé sténophage appartenant au groupement faunistique holarctique.

III. — Biocénose prédatrice et parasitaire d'*Hyponomeuta malinellus* Zell, hôte d' *Ageniaspis fuscicollis*

A. — *Inventaire de la biocénose*

Un ensemble de facteurs biologiques s'ajoutant à celui des facteurs abiotiques s'oppose à l'extension de ce ravageur du pommier.

Parmi les facteurs biologiques de limitation des populations d'Hyponomeutes et en particulier d'*Hyponomeuta malinellus*, on trouve trois types d'organismes :

— les germes entomopathogènes ;
— les prédateurs ;
— les parasites et les parasitoïdes.

a) *Les germes entomopathogènes vecteurs de maladies.*

Ce sont des microorganismes animaux et végétaux. Beirne (1943) a constaté qu'une Grégarine (*Gregarina* sp.) constituait la cause d'une importante épizootie ayant affecté des populations d'*Hyponomeuta malinellus* dans les régions humides de l'Irlande.

Le Lépidoptère souffre parfois de mycoses diverses qui ont été observées par Rudakov (1956) sur les chenilles néonates de premier stade hivernant sous la coque ovulaire.

Par ailleurs des infections bactériennes secondaires peuvent se développer après l'intoxication des chenilles fileuses (fin du stade larvaire II à la prénymphose) à la suite de traitements phytosanitaires à base d'arséniate de plomb. Ainsi Vago, (1956) a signalé une septicémie à *Serratia marcescens* et une dysenterie à *Streptococcus*. Aucune affection d'origine virale n'a été signalée chez *Hyponomeuta malinellus*.

---

* Aimablement envoyées par M. le Professeur BACALLADO (Faculté des Sciences de Tenerife) que je remercie vivement.

b) *Les prédateurs.*

— Les Oiseaux : Le rôle des Oiseaux dans la prédation des chenilles fileuses serait fort limité selon plusieurs auteurs et ne deviendrait efficace qu'en de rares occasions (Beirne, 1943 ; Popov, 1956).

La prédation, observée par d'autres auteurs encore (Reh, 1925 ; Ganya, 1962), ne serait exercée que par l'Etourneau sansonnet : *Sturnus vulgaris* et quelques espèces de mésanges : *Parus* sp.

Nos observations, en Champagne, nous ont montré que le rôle des oiseaux dans la prédation de l'Hyponomeute avait été excessivement minimisé et que cette prédation pouvait fort bien devenir hautement efficace sur les chenilles notamment, jusqu'à anéantir totalement certaines stations. Outre les abondants Paridés que sont la Mésange charbonnière (*Parus major*), la Mésange bleue (*Parus caeruleus*) et la Mésange nonnette (*Parus palustris*), trois Carduélidés s'avèrent être de diligents prédateurs : Chardonneret élégant (*Carduelis carduelis*), Verdier d'Europe (*Carduelis chloris*) et Serin cini (*Serinus serinus*).

Alors que cette dernière espèce ne consomme que des chenilles de petite taille (en général du stade II), le Chardonneret et le Verdier capturent les chenilles jusqu'au dernier stade larvaire. Ils peuvent, à l'occasion, faire de l'Hyponomeute le constituant largement préférentiel de l'alimentation que reçoivent les poussins lors du nourrissage au nid, ainsi que nous l'avons constaté en 1975 et 1976.

— Les Insectes : Parmi les prédateurs de l'Hyponomeute du pommier, les Insectes sont certainement les plus efficaces car leur action s'exerce tout au long du cycle du Lépidoptère. Au premier rang des Insectes prédateurs, il convient de citer les Hémiptères *Atractotomus mali* (Miridae) et *Anthocoris nemorum* (Anthocoridae). Ces deux punaises peuvent entrer en compétition interspécifique pour l'exploitation des populations larvaires du ravageur. Il convient encore de signaler l'action prédatrice secondaire d'autres Hémiptères et notamment des Miridae *Heterocordylus tumidicornis*, *Deraecornis olivaceus*, *Excentricus punctipes* et du Pentatomidae *Picromerus bidens*. Si ces insectes à régime nettement polyphage peuvent intervenir, bien qu'occasionnellement, avec efficacité, pour décimer les ooplaques et les populations larvaires de l'Hyponomeute, il semble bien que le Syrphidae *Xanthandrus comtus* (Popov, 1956) et le Coléoptère *Dermestes lardarius* (Sacharov et Shembel, 1915), mentionnés par ces auteurs comme prédateurs de l'Hyponomeute du pommier, ne le soient en fait que d'une façon tout à fait exceptionnelle.

Le Dermaptère *Forficula auricularia* a été rangé parmi les prédateurs des phases immobiles d'*Hyponomeuta malinellus*. Selon Martouret (1966) cet insecte s'attaquerait aux phases immobiles du Lépidoptère c'est-à-dire aux ooplaques et aux nymphes. Nos observations ne nous ont pas permis de vérifier ce fait bien que le forficule ait été souvent rencontré sur les arbres portant des pontes ainsi que dans les tissages de nymphose de l'Hyponomeute.

c) *Les parasites et les parasitoides.*

Le complexe parasitaire et plus particulièrement la zoocénose parasitaire de l'*Hyponomeuta malinellus* renferme un grand nombre d'organismes au premier

plan desquels se rangent les Insectes entomophages tant par leur nombre que par l'efficacité de leur action. Ces entomophages sont tous des parasitoïdes, c'est-à-dire des organismes induisant chez un hôte des perturbations si profondes qu'elles aboutissent nécessairement à la mort de ce dernier. Le parasitoïde est aussi dit « *microprédateur* ».

La zoocénose parasitaire d'*Hyponomeuta malinellus* se compose d'un large ensemble d'entomophages auxquels s'ajoute le Nématode *Mermis albicans* que nous avons signalé chez *Hyponomeuta padellus* (Nénon, 1974) puis retrouvé chez *Hyponomeuta malinellus*. Les entomophages ont fait l'objet de données de synthèse de la part de Voukassovitch (1927), Junnikala (1960), Friese (1963) et Martouret (1966). La biocénose des Insectes parasitoïdes d'*Hyponomeuta malinellus* comprend selon Thompson (1955) près de soixante-dix espèces appartenant aux ordres des *Hyménoptères* et des *Diptères* se développant aux dépens de l'Hyponomeute lors de certaines phases de son développement. Parmi cet ensemble d'entomophages, *Ageniaspis fuscicollis* est le seul parasitoïde ovolarvaire puisque la femelle pond ses œufs dans les œufs du papillon et que le développement se poursuit dans les chenilles jusqu'à la prénymphose du Lépidoptère.

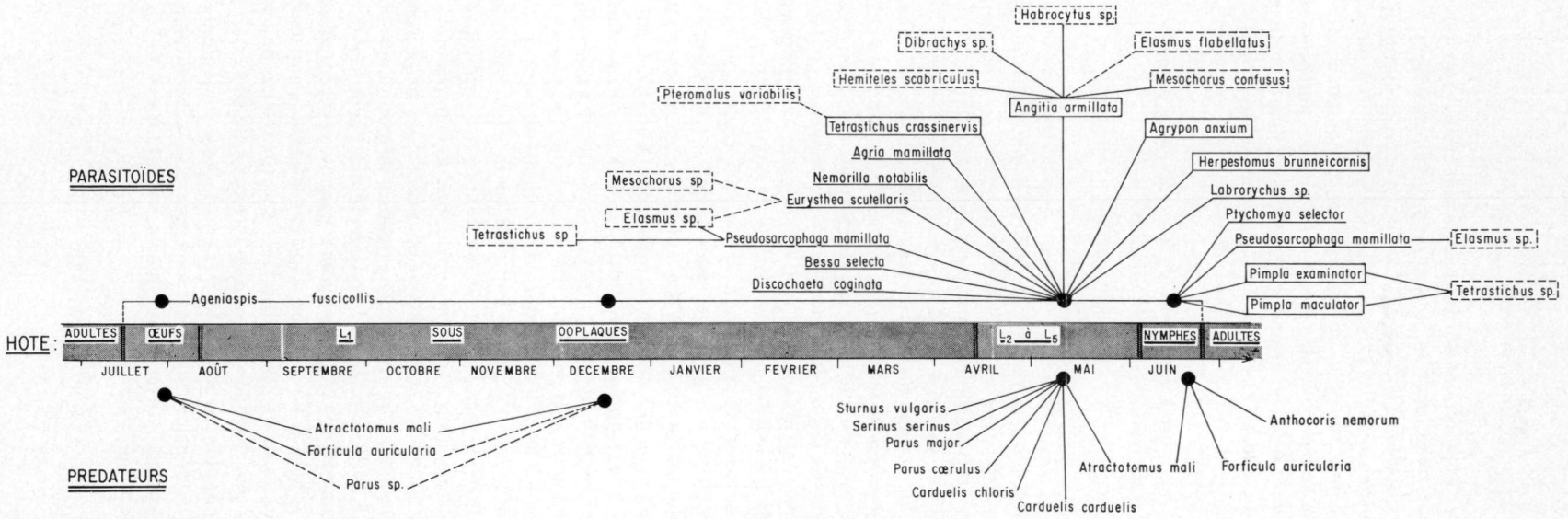
— Les Diptères : Ce sont tous des Brachycères se rangeant dans les sous-familles des Sarcophaginae (*Pseudosarcophaga*) et des Tachininae. Ils rassemblent huit espèces.

— Les Hyménoptères : Ils regroupent la majeure partie des entomophages infestant l'Hyponomeute du pommier (soixante-douze espèces). Ce sont des Ichneumonidea (familles des Ichneumonidae et des Braconidae) ainsi que des Chalcidoïdea (d'au moins six familles). Ces entomophages se développent en parasitoïdes primaires ou secondaires (= hyperparasites) et d'après la liste établie par Junnikala (1960) un parallélisme s'établit nettement entre la systématique et le mode de vie et de reproduction de ces Insectes. Les Diptères sont tous des parasitoïdes primaires. Chez les Hyménoptères, les représentants des sous-familles des Cryptinae, des Diplazoninae, des Mesochorinae et ceux de la famille des Chalcididae sont tous hyperparasites D'autres Chalcidiens se signalent par leur faculté de se reproduire en parasitoïdes primaires *ou* secondaires ; tel est le cas des Callimomidae, des Pteromalidae, des Tetrastichidae et des Elasmidae. Pour un certain nombre d'entomophages appartenant à la zoocénose parasitaire de l'Hyponomeute du pommier, le mode de vie reste inconnu ou incertain en ce qui concerne le niveau auquel s'exerce le parasitisme ; il en est ainsi notamment pour *Pteromalus variabilis*.

Le tableau I présente la biocénose prédatrice et parasitaire simplifiée d'*Hyponomeuta malinellus*. Tout au long de son unique cycle annuel de développement, le Lépidoptère peut devenir la proie des prédateurs. Ce sont toutefois les stades larvaires et le stade nymphal qui font l'objet de la prédaction la plus active. L'importance de celle-ci sur les papillons n'a pu être à ce jour appréciée. C'est à partir du stade larvaire II dont la fin correspond au début de l'éthologie brouteuse des chenilles que les parasitoïdes exercent leur action. La plupart d'entre eux peuvent s'installer lors de tous les stades larvaires et au cours du stade nymphal, en marquant parfois des préférences nettes pour certains stades plus particulièrement réceptifs : ainsi *Angitia armillata* s'attaque préférentiellement au stade II tandis que *Pimpla examinator* et *Pimpla maculator* ne parasitent que les chrysalides.

Comme nous l'avons signalé précédemment, *Ageniaspis fuscicollis* est le seul

TABLEAU 1



Hyménoptères : 72 espèces.

parasitoïde primaire.

parasitoïde secondaire = hyperparasite.

Diptères : 8 espèces.

relation certaine.

relation hypothétique.

représentant ovo-larvaire de la biocénose parasitaire faisant mourir son hôte au cours de son cinquième et dernier stade larvaire. *Ageniaspis fuscicollis* est donc le premier entomophage à s'installer au cours du cycle du Lépidoptère. Sa présence n'apparaît cependant pas comme un facteur répulsif absolu de la ponte des autres entomophages infestant l'Hyponomeute à un stade plus ou moins avancé de son développement. Les cas de multiparasitisme rassemblant *Ageniaspis* et d'autres entomophages monoembryonnaires sont fréquents. Nous reviendrons ultérieurement sur le problème du multiparasitisme d'*Hyponomeuta malinellus* en présence d'*Ageniaspis*.

B. — *Importance d'*Ageniaspis fuscicollis *dans la zoocénose parasitaire d'*Hyponomeuta malinellus

a) *Résumé des données.*

La littérature mentionne selon les régions, de fortes variations du taux global de parasitisme d'*Hyponomeuta malinellus* et de l'importance relative d'*Ageniaspis fuscicollis* au sein de la biocénose parasitaire du Lépidoptère.

De nombreux auteurs ont souligné l'importance d'*Ageniaspis fuscicollis* dans la limitation des populations d'Hyponomeutes. L. Gaumont a constaté dans le Gâtinais en 1923 un parasitisme affectant les chenilles « presque en totalité ». Trouvelot, Arnoux et Martouret (1954) estiment que la recrudescence du parasitisme par *Ageniaspis* constitue la cause essentielle de la régression des Hyponomeutes en Normandie.

Les taux de parasitisme les plus élevés ont été signalés par Bogavac (1964) qui au cours de l'année 1961 a examiné, en Yougoslavie, le parasitisme de cinq foyers du déprédateur. L'un de ces foyers était atteint à 91,8 p. 100 tandis que les autres se signalaient par des taux de parasitisme dû à *Ageniaspis* de 84,5, 74,1, 51,6 et 45,7 p. 100. Ces taux élevés montrent l'importance d'*Ageniaspis* dans le complexe parasitaire de l'Hyponomeute. Meier (1940) a lui aussi trouvé des foyers dont 67 p. 100 étaient atteints par *Ageniaspis*. Martouret (1966) signale un taux de 40 p. 100 en Normandie en 1952 tandis qu'en cette même année, Ferriere (1953) trouve en Suisse des populations dont 6,7 p. 100 seulement des individus sont parasités par l'entomophage alors que le taux général de parasitisme s'élève à 58 p. 100. La place d'*Ageniaspis* est parfois encore plus réduite puisque Belanovskij (1934) n'a trouvé dans un lot de chenilles globalement parasitées à 25,2 p. 100, que 0,6 p. 100 d'individus infestés par *Ageniaspis*. Les données de Junnikala (1960) permettent d'apprécier les variations de l'importance relative d'*Ageniaspis fuscicollis* par rapport à l'ensemble des entomophages de l'Hyponomeute du pommier. Au cours d'une même année, l'auteur a constaté que l'Encyrtidé représentait selon les foyers de 9,2 à 53,2 p. 100 de l'ensemble des parasitoïdes.

Dans toutes ces observations, une chaîne polyembryonnaire est comptée pour une unité comme un parasite solitaire. Or chaque chaîne renferme un grand nombre d'individus et il apparaît alors qu'un très faible taux de parasitisme par *Ageniaspis* suffit à rendre cet Insecte le plus abondant au sein de la biocénose parasitaire d'*Hyponomeuta malinellus* dont les populations seraient à très court terme totalement anéanties si un ensemble de facteurs de régulation ne limitaient, parfois de façon spectaculaire, l'expansion de l'Encyrtidé au potentiel biotique théoriquement élevé grâce au phénomène de la polyembryonie.

b) *Importance absolue d'*Ageniaspis fuscicollis *sur* Hyponomeuta malinellus.

Nos observations s'étendent sur une période de 7 années (1969 à 1975) et ont été effectuées dans trois prés-vergers du Rethélois (Sud des Ardennes) plantés de pommiers de plein vent, non entretenus et exempts de tout traitement phytosanitaire. Ces prés-vergers sont distants les uns des autres de plusieurs kilomètres et les variations cycliques des populations de l'Hyponomeute y demeurent nettement de type permanent.

La figure 1 rend compte des variations du taux de parasitisme par *Ageniaspis fuscicollis* dans chacun de ces prés-vergers.

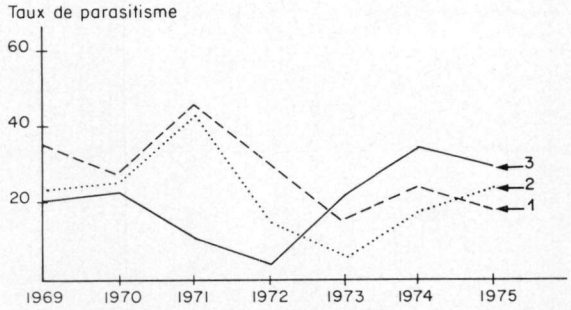


FIG. 1. — *Variations du taux de parasitisme d'*Hyponomeuta malinellus *par* Ageniaspis fuscicollis *dans trois vergers de* 1969 *à* 1975.

On constate dans chacun d'eux de grandes variations transcycliques du taux de parasitisme. Ainsi en 1971, ces taux étaient maximum et voisins dans les vergers 2 et 3 tandis qu'en cette même année, le verger 1 se signalait par un taux de parasitisme presque le plus faible de toutes nos observations (6,1 p. 100).

Il n'est pas possible de mettre nettement en évidence la périodicité des gradations du parasitoïde, bien que nos constatations portent sur 7 années consécutives. Celle-ci semble être de l'ordre d'au moins quatre ans mais elle peut fortement varier sous l'influence de facteurs climatiques et biologiques induisant de grandes variations intracycliques au sein de générations univoltines successives. Il semble toutefois que les variations du taux de parasitisme créé par *Ageniaspis* échappent largement à une éventuelle compétition interspécifique entre les entomophages de la biocénose parasitaire de l'Hyponomeute puisque le Chalcidien en est l'unique représentant oophage et qu'il élimine ensuite les parasitoïdes pouvant se trouver en compétition avec lui dans les cas de multiparasitisme au cours des différents stades larvaires de l'Hyponomeute.

c) *Importance relative d'*Ageniaspis fuscicollis *dans la biocénose entomologique parasitaire d'*Hyponomeuta malinellus.

Nous avons suivi durant 7 années consécutives l'évolution de la biocénose parasitaire d'une population d'*Hyponomeuta malinellus* d'un même pré-verger. L'équilibre biologique entre les espèces n'a pas été modifié si ce n'est par la récolte des chenilles nécessaires aux comptages. Aucun apport d'entomophages n'a été effectué. Le milieu

et les conditions de végétation des arbres exempts de traitements phytosanitaires, n'ont subi aucune transformation notable durant ces 7 années.

Les cas de multiparasitisme constatés lors des premiers stades larvaires du Lépidoptère par *Ageniaspis fuscicollis* et d'autres parasitoïdes, (notamment *Angitia armillata* et *Herspestomus brunnicornis*) ont été inclus dans la rubrique « nombre de chenilles parasitées par *Ageniaspis* » car nous n'avons jamais obtenu l'émergence simultanée du Chalcidien et d'autres entomophages.

Dans les cas de multiparasitisme par suite de la compétition interspécifique, seul *Ageniaspis* exercera son action parasitaire sur la génération suivante de l'Hyponomeute ; il se comporte en espèce dominante.

Les résultats du tableau II exprimés graphiquement dans la figure 2 montrent nettement dans le cas étudié, qu'*Ageniaspis* est le représentant le plus abondant puis-

TABLEAU II

Importance d'Ageniaspis fuscicollis *dans la biocénose parasitaire* d'Hyponomeuta malinellus

	Année	1969	1970	1971	1972	1973	1974	1975	Totaux et moyennes
Nombre de chenilles examinées .		2 761	4 129	3 714	4 992	6 438	3 907	2 639	28 850
PARASITISME	Nombre total de chenilles parasitées	1 176	1 659	2 168	1 897	1 172	1 016	826	9 914
	Taux global de parasitisme .	42,5	40,1	58,3	38,0	18,2	26	31,3	34,36
	Nombre de chenilles parasitées par *Ageniaspis fuscicollis* *	967	1 164	1 708	1 572	1 056	972	501	7 940
	Taux de parasitisme dû à *Ageniaspis fuscicollis*	35,0	28,2	46,1	31,5	16,4	24,9	19,0	27,52
	p. 100 d'*Ageniaspis fuscicollis* dans la biocénose parasitaire	82,35	70,32	78,90	82,89	90,10	95,66	60,70	80,08

* Y compris les cas de multiparasitisme.

qu'il occupait en 1974, 95, 66 p. 100 de l'ensemble de la biocénose parasitaire et qu'il n'a jamais représenté moins de 60,7 p. 100 de l'ensemble des parasitoïdes. *Ageniaspis* apparaît donc comme le principal responsable des variations transcycliques annuelles du taux global de parasitisme d'*Hyponomeuta malinellus*. Au cours des 7 années envisagées, l'ensemble des progradations et rétrogradation du taux général de parasitisme du Lépidoptère et celui du taux dû à *Ageniaspis* ont évolué dans le même sens ; à une augmentation du taux de parasitisme par *Ageniaspis* correspond une augmentation du taux général de parasitisme affectant l'Hyponomeute. Cependant en 1975, une distorsion s'est produite dans ce cycle de variations puisque par rapport à l'année précédente, le taux de parasitisme dû à *Ageniaspis* a diminué tandis que le taux général de parasitisme constaté chez *Hyponomeuta* a augmenté.

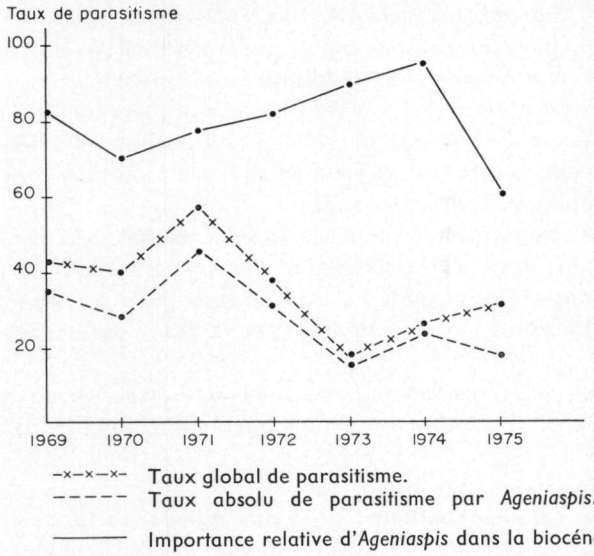


FIG. 2. — *Evolution du parasitisme global d'*Hyponomeuta malinellus *dans un verger. Importance relative d'*Ageniaspis fuscicollis *dans la biocénose parasitaire du lépidoptère. L'entomophage est le représentant le plus abondant dans la biocénose.*

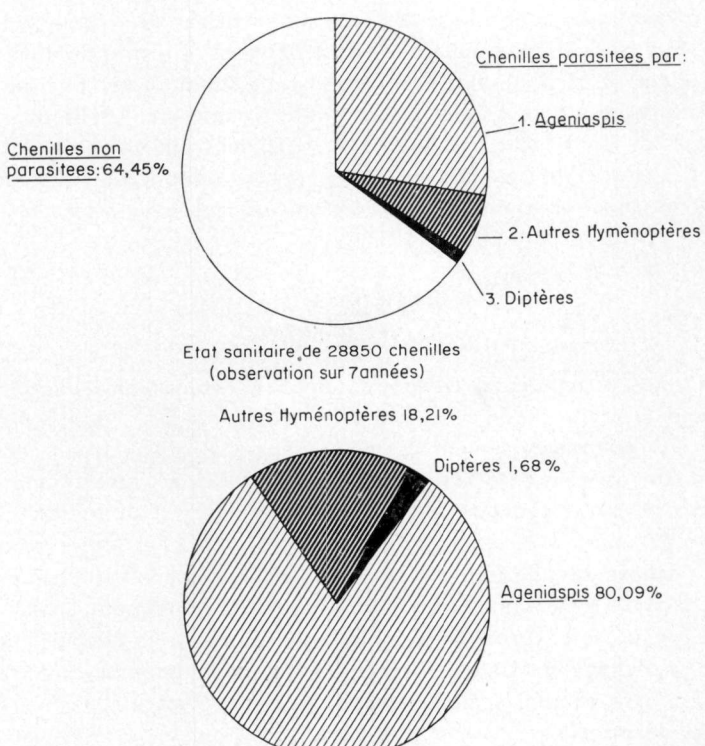


FIG. 3. — *Parasitisme d'*Hyponomeuta malinellus *par les entomophages. Répartition des entomophages au sein de l'entomocénose parasitaire d'*Hyponomeuta malinellus (observations sur 9 914 chenilles parasitées) *récoltées pendant 7 ans.*

En considérant l'*importance relative* d'*Ageniaspis fuscicollis* au sein de la biocénose parasitaire du Lépidoptère, on constate que la variation cyclique du Chalcidien présente une périodicité plus grande que les variations du *taux absolu* de parasitisme dû à cet entomophage. La période 1970 à 1974 a été marquée par une progradation lente et continue suivie d'une rétrogradation rapide constatée en 1975. On retrouve dans ce type de variations certaines caractéristiques générales de la dynamique des populations des déprédateurs phytophages.

Il ressort de nos observations portant sur 28.850 chenilles examinées que le taux global moyen de parasitisme d'*Hyponomeuta malinellus* s'élève à 34,36 p. 100 et que 27,52 p. 100 de la population considérée était infestée par *Ageniaspis fuscicollis* qui représente donc 80,09 p. 100 des entomophages de la biocénose parasitaire du Lépidoptère.

L'ensemble des autres Hyménoptères rassemble 18,21 p. 100 des espèces de la biocénose tandis que les Diptères n'y occupent que 1,68 p. 100 (fig. 3).

IV. — Le superparasitisme créé par *Ageniaspis fuscicollis*

Toute chenille d'Hyponomeute parasitée par *Ageniaspis* renferme un nombre variable mais élevé de parasitoïdes. Telle est la conséquence particulière du développement polyembryonnaire. Le parasitisme exercé par *Ageniaspis* créé donc nécessairement une situation de superparasitisme puisqu'une chenille initialement parasitée par un œuf unique de l'entomophage devient l'hôte d'un grand nombre de parasitoïdes de la même espèce. Smith (1916) définit cette situation de coexistence de plusieurs parasitoïdes dans un même individu-hôte comme étant celle du *superparasitisme*. A la suite de Smith, cette acception a été confirmée par de nombreux auteurs et notamment Broussal (1966) même si en 1922, Haviland donnait à ce type de relation entre hôtes et parasites le nom d'hyperparasitisme qui recouvre désormais une notion bien distincte du superparasitisme.

A. — *Superparasitisme uniovulaire*

Dans la plupart des cas, la chenille d'Hyponomeute infestée par *Ageniaspis* ne renferme qu'une seule chaîne provenant du développement d'un seul œuf pondu par l'entomophage. De cette chenille, émergent alors de nombreux *Ageniaspis* tous identiques entre eux et nécessairement de même sexe. Nous définirons cette situation comme étant un cas de *superparasitisme uniovulaire* pouvant s'accompagner parfois d'un multiparasitisme temporaire. En effet, la coexistence d'embryons ou de larves appartenant à des entomophages de diverses espèces avec celles, toujours nombreuses, d'*Ageniaspis* s'achève dès que ces dernières se libèrent du cordon polyembryonnaire et envahissent la cavité générale de leur hôte. A partir de ce moment, les larves de dernier stade d'*Ageniaspis* dévorent l'ensemble des organes de la chenille infestée ainsi que la larve (le plus souvent unique) de l'entomophage monoembryonnaire : le parasitoïde *Ageniaspis* se comporte alors vis-à-vis de cet entomophage en prédateur au sens strict du terme.

On conviendra alors que la définition écologique d'*Ageniaspis fuscicollis* devient complexe puisque ce parasitoïde primaire oophage polyembryonnaire est en fait,

de par cette particularité du développement, un superparasitoïde larvaire pouvant se trouver en situation de multiparasitisme avant de devenir, dans ce cas, à l'approche de la nymphose, un prédateur.

B. — *Superparasitisme pluriovulaire*

Le superparasitisme créé par *Ageniaspis* est le plus souvent d'origine uniovulaire. Cependant une même chenille peut renfermer deux et plus rarement encore trois complexes polyembryonnaires.

A partir de l'ensemble des chenilles d'*Hyponomeuta malinellus* disséquées (soit 28 850 individus) s'étant développées en conditions naturelles (les cas expérimentaux sont exclus), il ressort que le superparasitisme uniovulaire se rencontre dans 92,3 p. 100 des cas d'infestation par *Ageniaspis* tandis que le parasitisme pluriovulaire ne concerne que 7,7 p. 100 des cas observés ; encore faut-il noter que si le parasitisme biovulaire se rencontre chez 6,1 p. 100 des chenilles infestées, ce taux n'est plus que de 1,6 p. 100 dans les cas de superparasitisme triovulaire. Nous n'avons constaté la présence simultanée de 4 chaînes polyembryonnaires chez le même *Hyponomeuta malinellus* que deux fois seulement. Ces cas tout à fait exceptionnels de superparasitisme quadriovulaire permirent de dénombrer cent soixante-six et deux cent quarante-cinq parasitoïdes.

Alors que le multiparasitisme apparaît assez souvent (9,6 p. 100) dans les populations de chenilles superparasitées par un seul complexe polyembryonnaire d'*Ageniaspis*, il ne se rencontre plus que dans 0,4 p. 100 des larves d'Hyponomeutes infestées par deux structures parasites polygerminales pour devenir nul dans les cas de superparasitisme triovulaire.

A partir de ces observations, deux hypothèses peuvent alors être formulées :

— les femelles des entomophages y compris celle d'*Ageniaspis* s'abstiennent de pondre dans les chenilles infestées primitivement par cet Encyrtidé, seul parasitoïde oophage de l'Hyponomeute, et l'importance du superparasitisme exercé par le Chalcidien conditionne l'inhibition plus ou moins totale de la ponte des autres entomophages ;

— les femelles pondent sans discernement dans les chenilles parasitées par *Ageniaspis* mais l'importance du superparasitisme exercé par le Chalcidien s'oppose au développement des œufs secondairement déposés ou élimine les jeunes stades de leur développement.

Ces hypothèses ont été discutées dans une publication antérieure (Nénon, 1977).

C. — *Superparasitisme pluriovulaire monogyne et polygyne*

La plupart des auteurs ayant étudié le parasitisme créé par *Ageniaspis* ont signalé, à partir d'une seule chenille-hôte, l'émergence d'adultes de sexe exclusivement masculin, ou exclusivement féminin, ou encore appartenant aux deux sexes en proportions variables.

Pour ces trois cas, Junnikala (1960) cite pour maxima d'émergences d'*Ageniaspis* à partir de l'espèce-hôte *Hyponomeuta malinellus* : 131 ♂, 118 ♀ et 141 individus des deux sexes.

S'il est souvent difficile d'établir que l'ensemble des imagos de même sexe émergeant d'une seule chenille résulte du développement d'un ou de plusieurs œufs parasites, cette difficulté disparaît dès que les deux sexes de l'Encyrtidé coexistent puisque l'œuf non fécondé engendre des mâles tandis que l'œuf fécondé engendre des femelles.

Il devient alors hautement probable que les cas de superparasitisme biovulaire conduisant à l'émergence de mâles et de femelles résultent de la ponte de deux œufs parasites par deux femelles d'*Ageniaspis* différentes.

L'origine polyovulaire du superparasitisme peut également être envisagée dès que le nombre des individus qui émergent s'élève considérablement au-dessus d'une moyenne établie par comptage des individus contenus dans chaque chaîne polyembryonnaire ou par référence à l'histogramme des fréquences du nombre d'adultes émergeant d'une seule chenille.

Cette estimation reste cependant empreinte du plus grand doute quand tous les individus appartiennent au même sexe. Il est par contre aisé d'établir l'origine polyovulaire du superparasitisme en disséquant les chenilles-hôtes avant la rupture des cordons polyembryonnaires qui infestent celles-ci.

Lorsque ces structures polygerminales proviennent du développement d'œufs pondus par une seule femelle d'*Ageniaspis*, le *superparasitisme pluriovulaire* a une origine *monogyne*. Si au contraire, les œufs ont été pondus par plusieurs femelles, le *superparasitisme pluriovulaire* a une origine *polygyne*.

On conviendra qu'à l'émergence, seuls les cas de superparasitisme pluriovulaire polygyne peuvent être reconnus formellement, si toutefois les individus produits ne sont pas du même sexe, sans que pour autant il soit cependant possible de connaître le nombre d'œufs pondus à l'origine de cette situation, notamment lorsqu'une forte disparité s'installe entre les individus de sexes différents. Là encore, il n'est possible de témoigner que de présomptions et en aucun cas de certitude absolue.

V. — Facteurs limitants de l'extension des populations du parasitoïde

Les phases précoces du développement d'*Ageniaspis* aboutissant à la formation des complexes polygerminaux se déroulent sans aucune dégénérescence quel que soit le nombre d'individus. Il en est rigoureusement de même au cours de la vie embryonnaire et larvaire.

Aussi avons-nous été étonné par la différence existant entre le grand nombre d'individus contenus dans les cordons polyembryonnaires et le peu d'adultes apparaissant parfois. Junnikala (1960) signale qu'un lot de cent chenilles momifiées a permis l'éclosion de 7 307 individus tandis que la dissection des dépouilles larvaires faisait apparaître en outre un total de 899 individus morts au stade des nymphes ou même des adultes parfaits. Par ailleurs le maintien endémique de foyers d'Hyponomeutes pourtant atteints de parasitisme semble incompatible avec la potentialité de multiplication d'*Ageniaspis fuscicollis*.

Nous avons donc recherché les causes capables de réduire les populations d'entomophages et montré (Nénon, 1974) la fragilité des stades prénymphal et nymphal et les difficultés d'émergence rencontrées par l'*Ageniaspis*.

Ces résultats seront très brièvement résumés :

A. — Au cours du stade nymphal, une forte hygrométrie se révèle rapidement létale ; ainsi, en Champagne, une hygrométrie proche de la saturation a pour effet, en 4 jours, de ne laisser en vie que 40 p. 100 des nymphes. Après restauration d'une hygrométrie inférieure (60 p. 100 HR) le nombre des adultes éclos n'atteint que 23,6 p. 100 du nombre des nymphes infestant les dépouilles momifiées des Hyponomeutes.

B. — L'émergence des adultes est conditionnée par le franchissement de plusieurs barrières mécaniques constituées par la propre loge de nymphose du parasitoïde, la dépouille desséchée de l'hôte, le cocon de nymphose souvent tissé par celui-ci avant sa mort et un filage collectif de nymphose secrété par les chenilles saines ayant échappé au parasitisme.

Cet ensemble d'obstacles abaisse jusqu'à 38,7 p. 100 le pourcentage des adultes émergés par rapport à celui du nombre des adultes présents dans les dépouilles des hôtes.

C. — L'efficacité parasitaire des adultes peut se trouver limitée par une rupture de la coïncidence spatio-temporelle entre le stade réceptif des hôtes (œufs en cours d'embryogenèse) et le stade agressif du parasitoïde (Nénon, 1974).

D. — Cette efficacité parasitaire dépend des potentialités synoovogéniques d'*Ageniaspis* ne s'exprimant que lorsqu'une nourriture imaginale convenable peut être exploitée par les femelles adultes. Selon que cette source de nourriture est disponible ou non, l'importance de la ponte varie dans un rapport de 1 à près de 100 (Sytenko, 1962).

Conclusion

Ageniaspis fuscicollis Thomson se signale comme l'espèce la plus abondante de la biocénose, et plus particulièrement de la zoocénose parasitaire des Hyponomeutes regroupant 80 Insectes. Au cours de la période 1969-1975, dans les vergers du Sud des Ardennes, l'entomophage représentait 80,09 p. 100 des parasitoïdes recensés.

Les espèces hôtes et le parasitoïde sont univoltins. Cet Hyménoptère inféodé aux Hyponomeutidae, malgré la particularité de son développement polyembryonnaire ne parvient pas cependant à réduire les populations des phytophages qu'il infeste. Le taux de croissance *potentiel* de ses populations est pourtant élevé ; or par le concours de circonstances défavorables et conjuguées, tant d'origine biologique qu'abiotique, le taux de croissance des populations peut se trouver ramené à une valeur très comparable à celui d'entomophages non polyembryonnaires bien que la compétition interspécifique s'établissant parfois entre *Ageniaspis* et les autres espèces soient en faveur de l'Encyrtidé pour deux raisons :

— *Ageniaspis fuscicollis* est le seul représentant ovolarvaire de la biocénose parasitaire de l'Hyponomeute donc installé le premier dès la ponte des papillons.

— Son développement crée nécessairement une situation de superparasitisme peu favorable au développement simultané d'autres entomophages, éliminés soit par la manifestation d'un effet de groupe positif pour les Chalcidiens, soit par une prédation directe lorsque les larves d'*Ageniaspis* se libèrent du cordon polyembryonnaire et envahissent la chenille tout entière.

Nous soulignerons enfin la complexité qui préside à la « définition écologique »

d'*Ageniaspis fuscicollis* : cet endoparasitoïde exclusivement primaire échappant à tout hyperparasitisme est toujours et simultanément engagé dans deux types de coaction :

— hétérotypique d'abord, entre lui-même et son hôte infesté ;

— homotypique, aussi, puisque la polyembryonie fait nécessairement d'*Ageniaspis* un parasitoïde grégaire, toujours présent en grand nombre et notamment dans les cas de superparasitisme pluriovulaire.

Cette réaction homotypique existant entre les individus peut être tantôt bénéfique (effet de groupe) tantôt néfaste (effet de masse) pour la population des parasitoïdes rassemblés dans un même hôte. Dans ce dernier cas, c'est une véritable compétition intraspécifique qui s'instaure tandis qu'apparaît parfois et simultanément une nouvelle coaction hétérotypique du type prédation vis-à-vis d'éventuels autres entomophages d'espèces différentes infestant l'Hyponomeute.

On aboutit alors dans les cas de multiparasitisme à la situation complexe du « microprédateur prédateur » c'est-à-dire du parasitoïde prédateur. La figure 4

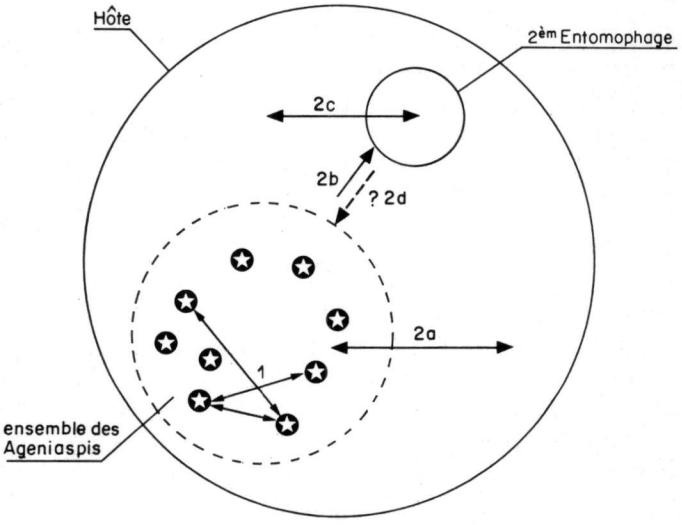


FIG. 4. — *Interactions existant au sein d'une chenille d'Hyponomeute de cinquième stade multiparasitée par* Ageniaspis fuscicollis *après rupture de la chaine et un autre entomophage.*

Interaction intraspécifique :

1. — entre les différents individus d'*Ageniaspis fuscicollis* (effet de masse ou de groupe).

Interactions interspécifiques :

2*a*. — entre l'ensemble des *Ageniaspis fuscicollis* et l'hôte,
2*b*. — entre les *Ageniaspis fuscicollis* et l'autre entomophage (relation de prédation),
2*c*. — entre l'autre entomophage et l'hôte,
2*d*. — relation hypothétique de compétition.

illustre sous forme d'un schéma théorique les relations qui s'établissent entre un Hyponomeute-hôte et deux parasitoïdes simultanément présents dont l'un est *Ageniaspis fuscicollis*.

Reçu pour publication en juillet 1978.

Summary

Synecology of Ageniaspis fuscicollis *Thoms. (Polyembyonic Hymenoptera, Chalcidoidea), a parasitoïd of the Hyponomeuta (Lepidoptera)*

Ageniaspis fuscicollis is the most important parasitoïd of the parasitic biocenosis of the Hyponomeuta (Lepidoptera). Its polyembryonic development necessarily induces a case of superparasitism and confers to it a particularly high biotic rate. The modalities of this uni- or pluriovular superparasitism are analysed as well as the causes limiting Hymenoptera populations.

Références bibliographiques

L'astérisque signale les ouvrages fondamentaux.

ADKIN R., 1929. Notes on the genus *Hyponomeuta* with special reference to *Hyponomeuta cognatellus* Hb, *Hyponomeuta padellus* L. et *Hyponomeuta malinellus* Zell. *Proc. Soc. London ent. Nat. Hist.*, **28,** 48-54.

ANGELINI A., CHEVREL J., GAUMONT R., GRISON P., 1950. Observations faites au cours du traitement aérien contre l'Hyponomeute. *Parasitica*, **6**, n° 3, 80-87.

BAGGIOLINI M., HUGI H., NEURY G., 1960. Considérations sur la lutte contre l'Hyponomeute du Pommier et du Prunier. *Rev. Romande d'Agric.*, **16,** 3-5.

BALACHOWSKY A. S., 1966. Entomologie appliquée à l'agriculture. Masson et Cie, Paris, Tome II, premier volume.

BATIASHVIZI I. D., 1934. The apple moth. (*Hyponomeuta malinellus* Zell) (*en Géorgien*). *Inst. Plant. Proc. SSR Georg.* (Tiflis), 57 p.

BAUER R., 1959. Untersuchungen über die Parasietierung von *Hyponomeuta evonymella. Zool. Anz.*, **163,** 123-128.

BEIRNE B. P., 1943. The biology and control of the small Ermine moths (*Hyponomeuta* sp.) in Ireland. *Econ. Proceed. Roy. Dublin Soc.*, **3,** 191-220.

BILANOVSKIJ I. D., 1938. Zoologische Faktoren, welche während 1934-1936 die Vermehrung der Apfelbaum-Gespinnstmotte, im Kiewer Gebiet beschränkten. *Inst. Zool. Biol. Acad. Sci. RSS Ukraine*, **21,** 165-166.

BENKEVICH V. I., 1961. On the forecasts of mass outbreaks of *Hyponomeuta malinellus* Zell. in Moscou region. *Zool. Zhurn.*, **40,** 1164-1171.

BILIOTTI E., 1972. Effets des traitements pesticides sur la faune et la flore. C.N.R.A. Versailles, 23.3.72. Journées d'étude et d'information sur les incidences des traitements chimiques des cultures sur la faune.

BILIOTTI E., 1972. Vers une protection des cultures sans pollution. *Regards sur la France*, 25e anniversaire I.N.R.A., 317-327.

BOGAVAC M., 1963. Influences of low temperatures upon the mortality of caterpillars in the nest of the small Ermine moth *Hyponomeuta malinellus* Zell., *Plant Prot. Beograd*, **76,** 643-648.

BOGAVAC M., 1964. Role of parasites in the reduction of the small Ermine moth population *Hyponomeuta malinellus* Zell. (en Serbe). *Zastita Bilja*, **78,** 197-206.

BOUCHE, 1384. Naturgeschische der Insekten. Tome I, p. 167.

BOVEY P., SAVARY A., 1948. Les dinitrocrésols dans la lutte contre les Hyponomeutes. *Rev. Romande Agric.*, **4,** 38-40.

BURNETT J., 1951. Effects of temperature and host density of the rate of increase of an insect parasite *Amer. Nat.*, **85,** 337-352.

BURNETT J., 1958. Effect of host distribution on the reproduction of *Encarsia formosa* Gahan (Hymenoptera, Chalcidoïdea). *Can. Entomol.*, **90,** 179-191.

BURNETT J., 1959. Experimental host-parasite populations. *Ann. Rev. Entomol.*, **4,** 235-250.

CAIRASCHI E., 1962. Observations biologiques et opportunité des traitements chimiques contre la teigne des fleurs du Cerisier (*Argyresthia pruniella* L.). *Verh. XI Intern. Kongr. entom. Wien*, **2,** 16.

CHANGOGNE M., MARTOURET D., 1953. Essais de traitements d'hiver sur l'Hyponomeute du Pommier. *Phytiatrie, Phytopharmacie*, **2,** 63-67.

COLLOQUE, 1970. Franco-soviétique sur l'utilisation des entomophages. *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, n° H. S., 1-137.

CONSTANTINEANU M. et coll., 1964. Attaque massive povoquée par *Hyponomeuta mahalebella* Guénée au Bois de Sainte-Lucie (*Prunus mahalebellus* L.) dans le Sud-Ouest de la Dobrogea et ses ennemis naturels. *Ann. Stiint Univ. (Al. I. Cuza) Iasi*, sect. II, St. Nat. Biol., **10,** 113-120.

CONSTANTINEANU M. I., CIOCHIA V., 1964. Insectes parasites dans la teigne des feuilles du prunie (*Hyponomeuta padella* L.) dans les environs de la ville de Mangalia, région de Dobrogea. *Ann. Stiint. Univ. (Al. I. Cuza) Iasi*, sect. II, St. Nat. Biol., **10,** 2, 271-282.

DAHLBOM, 1857. Oefv. Svensk Vet Akad Forh., pp. 293-294,

DELLA TORRE (C. G. de), 1898. Catalogus Hymenopterum hucusque descriptorum systematicus et synonymicus. Chalcididae, vol. V.

DALMAN J. V., 1820. Försök till uppställning af Insect familjen Pteromalini (Cynipseae) i synnerhet med afseende pa de i Severige funne Arter. *Vetensk Akad Handing*, **41,** Stockholm, p. 359.

DE BACH P., 1958. The role of weather and entomophagous species in the naturel control of insect populations. *J. Econ. Entomol.*, **51,** 474-484.

DE BACH P., SMITH H. S., 1941. The effects of host density on the rate of reproduction of entomophagous parasites. *J. Econ. Entomol.*, **34,** 741-745.

DE BACH P., SMITH H. S., 1947. Effects of parasite population density on rate of change of host and parasite populations. *Ecology*, **28,** 290-298.

DELUCCHI V., 1956. Beiträge zur Kenntnis der Pteromaliden (Hymenoptera-Chalcidoïdea). *Z. Angew Entomol.*, **38,** 121-156.

DIADECHKO N. P., 1959. Importance des parasites et prédateurs d'*Hyponomeuta malinellus* et *Hyponomeuta padellus* en fonction des traitements chimiques dans les vergers. *Issled Inst. Zasch. Rast.*, **8,** 199-204.

DICKER G. M. L., BRIGGS J. B., 1952. A note of the small ermine moth *Yponomeuta padella malinella* Zell. *East Malling Ann Report*, 172-173.

DUMONT C., 1928. Expériences sur la modification du régime alimentaire de deux Yponomeutes. *Bull. Soc. Entomol. Fr.*, **23,** 211-213.

EREMENKO T. S., GOMOLITSKAYA T. K. P., BOGOLYUBOVA A. S., 1968. The Insect enemies of moths of the genus *Hyponomeuta* and the acclimatation of the Chalcidoid *Ageniaspis fuscicollis* in Uzbekistan. In Yakhontov, V. V. : The ecology of the insect of Uzbekistan and the Scientific base for the control of injurious species. Tashkent. 106-119.

FAËS H., 1928. La lutte contre les chenilles fileuses ou chenilles d'Hyponomeutes. *Ann. Agric. Suisse*, **29,** 520-533.

FERRIERE Ch., 1953. Observations sur les parasites de l'Hyponomeute du pommier. *Schweiz. Entomol. Gesell Mitteil.*, **26,** 149-150.

FERRIERE Ch., 1953. Encyrtidés paléarctiques. *Mitt. Schweiz. Entomol. Gesell.*, **26,** 1-45.

FINTESCU G., 1914. Contribution à l'étude biologique d'*Hyponomeuta malinella* en Roumanie. *Rev. Scient. Bourbon.*, **27,** 78-80.

FISKE S. E., 1920. Superparasitism : an important factor in the natural control of insects. *J. Econ. Entomol.*, **3,** 88-97.

FRIESE G., 1963. Die Parasiten der paläarktischen Yponomeutidae (Lepidoptera, Hymenoptera, Diptera). *Beitr. Entomol.*, **13,** n° 3-4, 311-326.

GANYA I. M., 1962. Feeding habits and economic importance of some birds in the orchard of Moldavia. *Zool. Zhurn.*, **42,** 893-902.

GAUMONT L., 1923. Les chenilles fileuses ou Hyponomeutes du pommier (*Hyponomeuta malinella* Zell.) et leurs parasites dans le Gâtinais pendant l'été 1923. *Rev. Path. Vég. Entom. Agr.*, **10,** 326-331.

GRASSÉ P. P., 1935. Parasites et Parasitisme. A. Collin, Paris.

GERASIMOV A., 1941. Classification of moths of the family Hyponomeutidae and their food plants. *Bull. Inst. Zool, app. Phytopath.* (Léningrad), **12,** 207-221.

GIFFORD D., 1959. Notes on Scottisch woodland Insects. I. — The small ermine moth *Yponomeuta* (I. e. *Hypon.*) *evonymella* L. *Scott. Forestry*, **13,** 142-143.

GOUREAU, 1847. Note pour servir à l'histoire de l'*Hyponomeuta padella* et à celle de ses parasites. *Ann. Soc. Entomol. Fr.*, 239-244.

GOUREAU, 1852. Communication. *Ann. Soc. Entomol. Fr.*, 1852, LXXX.

GOUREAU, 1855. Communication. *Ann. Soc. Entomol. Fr.*, 1855, XXXV.

GRIGOROV S., 1960. *Hyponomeuta padellus* L. Bionomics and means of control. *Ras. Zasht.* Sofia, **8,** 5, 71-79.

GUENEE A., 1879. Etude sur les Hyponomeutides. *Ann. Soc. Entomol. Fr.*, **9** (5e série), 281-290.

HARRANGER J., 1962. Importants dégâts d'Hyponomeutes du pommier... sur prunier. *Phytoma*, **141,** 41.

HAVILAND M. D., 1922. On the post-embryonic Development of certains Chalcids, Hyperparasites of Aphids with remarks on the bionomics of Hymenopterous parasites in general. *Quart. J. Microsc. Sci.*, **66,** 321-338.

HINZ R., 1972. Zur Systematik und Ökologie der Ichneumoniden. IV. — Hymenoptera. *Dtsch. Entomol. Z.*, **19,** 1-3, 45-54.

JANCKE O., 1930. Beiträge zur Biologie and Bekämpfung der Kirschenblütenmotte (*Argyresthia ephippiella* F.). *Gartenbauwissenschaft*, **2,** 300.

JANCKE O., 1932. Die Kirschenblütenmotte (*Argyresthia prunellia* L.) und ihre Parasite (*Ageniaspis atricollis* Dalm). *Gartenbauwissenschaft*, **6,** 303-384.

JOURDHEUIL P., 1960. Influence de quelques facteurs écologiques sur les fluctuations de population d'une biocénose parasitaire. Etude relative à quelques Hyménoptères parasites de divers Coléoptères des Crucifères. *Ann. Epiphyties*, 224 p.

JOURDHEUIL P., 1972. Les Insectes entomophages en lutte biologique. *Agri. Sept.*, **383,** 2 p.

* JUNNIKKALA E., 1960. Life History and Insect Enemies of *Hyponomeuta malinellus* Zell. (Lep. Hypon.) in Finland. *Ann. Soc. Zool.* « *Vanamo* », **21,** 1-44.

KARAVAEVA R. P., 1971. Use of *Ageniaspis* (Encyrtidae, Chalcidoidea) for control of ermine moths (Hyponomeutidae) in Kirgizia. *Ç. R. Cong. Int. Entomol.* Moscou, **2,** 153-154.

KARAVAEVA R. P., ROMANENKO K. E., 1962. Entomophages of *Hyponomeuta malinella* and *Hyponomeuta padella* in fruit stands of southern Kirghizia and ways of utilizing them (en russe). *Vsesoyunzn Ent. Obshch Kirghizskoe Otd. Sborn. Ent. Rabot*, **1,** 10-26.

KOT J., 1964. Experiments of the use parasitic Hymenoptera for the control of *Hyponomeuta malinellus* L., *Polskie Pismo Entomol.* 3/4, 35/36, 270-280.

KUIJTEN P. J., 1973. A gynandromorph of the small ermine moth *Yponomeuta cognatellus* Hübn. *Entomol. Ber.*, **33,** 12, 222-223.

KURBANOVA D. D., 1967. Biologie d'*Y. malinellus* Zell. en Azerbaidjan et ses différences avec celle d'*Hyponomeuta padellus* L. *Zool. Zh.*, **40,** n° 4, 551-555.

LELEUX, 1969. Moyens d'identification des Lépidoptères ; intérêt de l'emploi des armures génitales en systématique. *Bull. Fed. Soc. Hist. Nat. Franche Com.*, **71,** n° 2, 41-44.

LESKOVA A. I., 1959. Essai d'utilisation d'une préparation bactérienne dans la lutte contre *Hyponomeuta malinella* dans les conditions de Voroneje. Méthodes biologiques de lutte contre les ennemis des plantes. *Acad. Sci. Agric. Ukraine*, 70-75.

MARCHAL P., 1902. Observations sur la biologie des Hyponomeutes. *Bull. Soc. Etud. Vulg. Zool. Agric. Bordeaux*, **1,** 4, 13-26.

MARTOURET D., 1957. Observations éthologiques préliminaires sur l'activité du filage du cocon des Hyponomeutes. *Bull. Soc. Entomol. Fr.*, **62,** 67-70.

* MARTOURET D., 1966. Famille des Hyponomeutidae-Sous-famille des Hyponomeutinae. In : Traité d'Entomologie, Balachowsky, tome II, 1er volume, 102-180. Masson Editeur.

MARTOURET D., 1974. Les organismes auxiliaires en verger de pommier. O.I.L.B.

MAYR G., 1875. Die europaïschen Encyrtiden. *Verh. Zool. Bot. Ges. Wien.*, **25,** 691-692.

MEIER N. F., 1940. Méthodes biologiques de lutte contre les Insectes nuisibles. Ed. Agricoles Leningrad p. 139.

MICHEL M. F., 1972. Contribution à l'étude bioécologique des Aphélinides aphidiphages (Hyménoptères, Chalcidiens). Thèse C.N.R.S. n° 7520, Paris.

MICHEL M. F., 1973. Importance de la nutrition chez *Aphelinus* sp. (Hym. Aphelinidae). *Entomophaga*, **18,** 4, 349-382.

NEES A. B., ESENBECK, 1834. Hymenoptera-Ichneumonidae. Monogr. II, p. 434.

NÉNON J. P., 1974. Parasitisme naturel et expérimental du genre *Hyponomeuta* Latr. (Lepidoptera) par l'entomophage polyembryonnaire *Ageniaspis fuscicollis* (Hymenoptera, Chalcidoïdea). *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **6,** 3, 383-405.

NÉNON J. P., 1977. Ecologie et biologie du développement d'un entomophage polyembryonnaire : *Ageniaspis fuscicollis* Thomson 1875 (Hyménoptère, Chalcidien, Encyrtidé), 323 p. Reims. Faculté des Sciences.

PAG H., 1959. *Hyponomeuta* Arten als Schädlinge im Obstbau. *Z. Angew. Zool.*, **46,** 129-189.

PARFENTIEV V., SKRIPNIKOVA E., 1953. *Hyponomeuta malinellus* et *Hyponomeuta padellus* dans la région de Alma-Ata. *Trav. Stat. Prot. Plant. Repub. Kazatskhan*, **1,** 44-52.

PETROV A. I., 1954. The way and possibilities of utilizing Chalcid *Ageniaspis fuscicollis* for biological control of the apple moth *Hyponomeuta malinella* (en Russe). *Kazak. Rep. Stat. Zasch. Rasten. Trudy*, **2,** 151-163.

PETROV A. I., 1964. Parasites et prédateurs de *Hyponomeuta malinellus* (en russe). *Zashch. Rast. Vredit. Balez.*, **11,** 25-26.

* POPOV P., 1956. Contribution à la biologie, écologie et prognose de *Hyponomeuta malinellus* Zell. en Bulgarie (en Bulgare). *Selkostopraska*, **9,** 21-26.

RATZEBURG, 1844-1852. Ichneumoniden der Forstinsekten Berlin. I. p. 213 ; II. p. 146 ; III. p. 190.

RUDAKOV O., 1956. Fungi growing in the thorax of apple moth *Hyponomeuta padellus malinella* (en russe). *Trudy Inst. Zool. Parasitol. Akad. Nauk. Kirgiz.*, **5,** 175-180.

RUZAEV K. S., 1929. Notes on the biology of *Hyponomeuta malinellus*. *Plant. Prot.*, **6,** 213-219.

SARKISYAN R. A., 1973. Rôle des parasites dans la dynamique des populations de *Euproctis chrysorroea*. *Biol. Zh. Armenii. SSSR*, n° 6, 109-110.

SHAFEE S. A., 1972. A new genus of Encyrtidae (Hymenoptera : Chalcicoïdea) from India. *J. Entomol. B.*, **41,** 2, 159-162.

SMILOVITZ Z., IWANTSCH G. F., 1975. Relationships between the parasitoïd *Hyposoter exiguae* (Hym. Ichneumonidae) and the cabbage looper *Trichoplusia ni* (Lep. Noctuidae) ; the effect of host age on ovipositional rate of the parasitoïd and successful parasitism. *Can. Entomol.*, **107**, 7, 689-694.

SOLOMON M. E., 1957. Dynamics of insect populations. *Ann. Rev. Ent.*, **2**, 121-142.

SYTENKO L. S., 1962. Biologie d'*Ageniaspis fuscicollis* Dalm. et moyens de renforcer son efficacité dans la région du Primorié. *Biologischeski Metod. Borbi.*, **1**, 114-137.

THOMPSON G. G., 1876. Hymenoptera Scandinaviae. Tome IV, p. 255.

THOMPSON G. G., 1875. Skandinaviens Hymenoptera. 4e Delen-Lund.

THOMPSON W. R., 1922. Théories de l'action des parasites entomophages. *C. R. Acad. Sci.*, **174**, 1201-1204 ; 1433-1435 ; 1647-1649. **175**, 65-68.

THOMPSON W. R., 1924. Théorie mathématique de l'action des parasites entomophages et le facteur du hasard. *Ann. Fac. Sc. Marseille*, **2**, 69-89.

* THOMPSON W. R., 1955. A catalogue of the parasites and predators of insects pests. *Comm. Inst. Biol. Control.*, Ottawa, 698 p.

THORPE W. H., 1928. Biological Races in *Hyponomeuta padella*. *J. Linn. Soc.* (London), **36**, 621-634.

THORPE W. H., 1930. The natural control of *Hyponomeuta padellus*. *Proc. Entomol. Soc. Lond.*, **24**, 28-30.

TRAGARD H. I., 1914. Skogsentomologiska bidrag. 1-5. *Entomol. Tidskr.*, 188-209.

TROUVELOT B., ARNOUX J., MARTOURET D., 1954. Quatre années de recherches sur les ennemis du pommier à cidre en Normandie. *C. R. Acad. Agr.*, **40**, 471-474.

TRYAPITSYN V. A., 1973. Systématique des Encyrtinae (en russe). *Entomol. Obozr.*, **52**, 2, 416-429.

ULLYETT G. L., 1936. The physical ecology of *Microplectron fuscipennis* Zell. *Bull. Entomol. Res.*, **27**, 195-217.

UTIDA S., 1955*a*. Populations fluctuations in the system of host-parasite interaction. *Mem. Coll. Agric.* Kyoto, **71**, 1-34.

UTIDA S., 1955*b*. Fluctuations in the interacting populations of host and parasite in relation to the biotic potential of the host. *Ecology*, **36**, 202-206.

UTIDA S., 1955*c*. Population fluctuation in the system of interaction between a host and its two species of parasite. *Oyo-Kontyu.*, **11**, 43-48.

VACLAV V., 1958. Importance of parasites on reducing numerousness of population of *Hyponomeuta* (en serbe). *Plant Prot.*, **49/50**, 113-119.

VAGO C., 1956. L'enchaînement des maladies chez les Insectes. Thèse, Commission Séricicole Internationale, 184 p.

VAN DEN ASSEM J., VISSER J., 1976. Aspects of sexual receptivity in female *Nasonia vitripennis* (Hymenoptera, Pteromalidae). *Biol. Comport., Fr.*, **1**, n° 1, 37-56.

VAN LEUTEREN J. C., 1976. The development of host discrimination and the prevention of superparasitism in the parasite *Pseudeucoila bochei* (Hymenoptera : Cynipidae). *Netherl. J. Zool.*, **26**, n° 1, 1-83.

VFRESCHAGINA V., 1966. Mining moth in orchards in Moldavie. *Zashch Rast.* pt. 9, 18-19.

VIETTE P., 1952. *Hyponomeuta padella* (L.) et *malinellus* (Z.) : bonnes espèces ou races éthologiques ? *Entomologiste*, **8**, n° 1, 132-134.

* VOUKASSOVITCH P., 1927. Observation sur les parasites et hyperparasites de *Hyponomeuta malinellus* Zell. *C. R. Soc. Biol.*, **96**, 170-172.

* VOUKASSOVITCH P., 1929. Observations sur le complexe biologique d'*Hyponomeuta malinellus* Zell. et de ses parasites et hyperparasites. XVIe Congrès Intern. Agric. Bucarest, 6 p.

* VOUKASSOVITCH P., 1933. Contribution à l'étude des parasites et hyperparasites d'*Hyponomeuta malinellus* Zell. *Rev. Zool. Agric. Appl.*, **31**, 108-120/124-145/153-160/174-183.

VOUKASSOVITCH P., 1957. La lutte pour la possession de l'hôte chez les larves de Chalcidides. *Bull. Biol. France et Belgique*, **61**, 315-325.

VOUTE A. D., 1932. A new case of the control of an insect pest by means of an indigenous parasite (*Ageniaspis* sp.) of *Phyllocnistis citrella* (Staint). *Ent.*, **75**, suppl. 128-135.

WESELOH R. M., 1971. Influence of Primary (Parasite) Hosts on Host Selection of the Hyperparasite *Cheiloneurus noxius* (Hymenoptera, Encyrtidae). *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **64**, 6, 1233-1236.

WIACKOWSKI S. I., PONIEZDIALEK W., 1965. The microbiological and chemical control of the Ermine moth *Hyponomeuta padellus malinellus*. *Pr. Inst. Sadow. Skierniev.*, **9**, 285-292.

WIEGAND H., 1962. Die deutschen Arten der Gattung *Hyponomeuta* Latr. Tagunsber 45, Deutsch. Akad. Landw. Berlin, 101-120.

ZELLER P. C., 1844. Monographie des Genus *Hyponomeuta*. Isis, 198-238.

Ann. Zool. Écol. Anim., 1978, **10** (3), 545-551.

Oogenesis in *Callosobruchus chinensis* and induced sterility by *Acorus calamus* L. oil vapours

KALPANA TIKKU, B. P. SAXENA, OPENDER KOUL

Regional Research Laboratory (CSIR)
Jammu 18001, India

Summary

Female reproductive system of *Callosobruchus chinensis* has been described for its morphology and histology. The ovary shows a typical telotrophic histological picture. Spermatheca is a large blind saccular organ situated between the two ovaries. Accessory and spermathecal glands are two separate structures in this insect. *Acorus calamus* L. oil vapours have been tested for their effect on the ovaries. The interim results exhibited the infecundity and regression in the terminal follicles of the vitellarium initially which then shifts to the upper parts of the ovary. Derailment of follicular epithelium has also been observed, which results into the irreversible atrophy of the follicles.

Introduction

Although *Bruchus* is a well known pulse beetle infesting seeds in storage, yet there is a considerable lack of studies regarding the morphology, histology and development of reproductive system. Only succinct account of the ovarian morphology and development for few species is available in literature (El-Sawaf, 1956 ; Parnel, 1964 ; Bunning, 1972 ; Ahmed *et al.*, 1976).

In order to study the effect of *Acorus calamus* oil vapours (an antigonadal agent reported earlier to cause sterility in insects ; Saxena and Mathur, 1976 ; Koul, Tikku and Saxena, 1977) on the histomorphological behaviour of reproductive tract, it was felt necessary to deal with the phenomenon of oogenesis in *Callosobruchus chinensis* in detail. The normal development of ovaries in the pulse beetle is described and compared with the effect of *A. calamus* oil vapours.

Material and methods

The cultures of pulse beetle reared in the laboratory were used for the study. The rearing was conducted at 27 $\pm$ 1 °C and 60-65 p. 100 RH. in glass jars covered with muslin cloth and containing *Phaseolus aureous* seed.

The vapours of *calamus* oil were given by the method described earlier (Saxena and Rohdendorf, 1974). The varying treatments of 1, 3, 5, and 7 μl per 16 cc of air space was given to the insects. Histocytological studies were made for both normal and treated insects from 0-16 hr pupa onwards. The dissected ovaries (in Ringer's solution) were processed for histological preparations by the method of Saxena, Tikku and Koul (1977).

Results

Ovarian structure and vitellogenesis

The female reproductive system (fig. 1) consists of a pair of ovaries, each containing 6 telotrophic ovarioles. Each ovariole forms a terminal filament (Tf) anteriorly and posteriorly differentiates into germarium (Grm) and vitellarium (Vit) separated by a short previtellar region. Posteriorly ovarioles open into the calyx (Clx), which inturn makes way into the oviduct. The paired oviducts fuse posteriorly to form a common oviduct (Odt). The spermatheca, a whitish saccular structure, lies between the two ovaries with its duct opening at the level of the oviduct into a small tubular

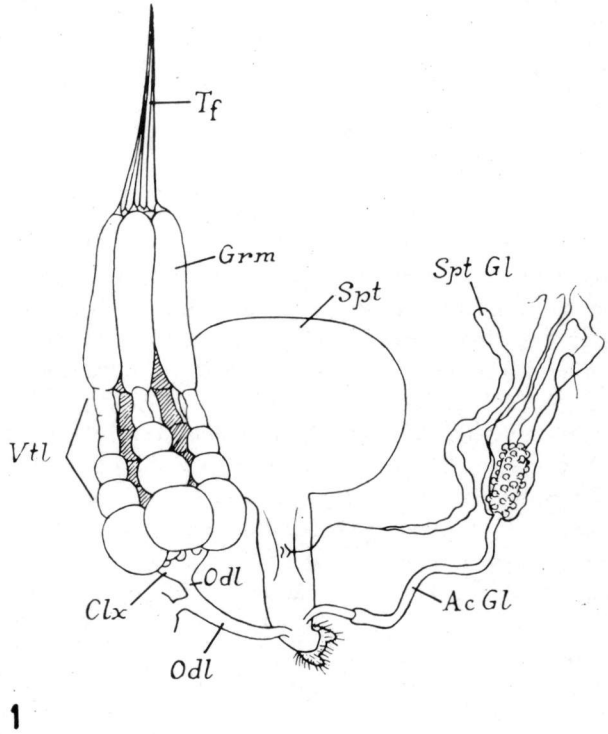


FIG. 1. — *Diagramatic presentation of female reproductive system of* Callosobruchus chinensis *showing terminal filament (Tf), germarium (Grm), Vitellarium (Vit), calyx (Clx), oviduct (Odt), spermathecal gland (Spt. Gl.), Accessory gland (Ac. Gl.).*

vagina. The sclerotized region of the spermathecal tube receives a small duct of spermathecal gland (Spt. Gl.) whose posterior portion is broader and highly glandular (fig. 2).

The accessory gland (fig. 3) opens into the vagina opposite to the oviduct and can be differentiated into three regions i.e. the head, accessory duct and the reservior. Head is highly glandular with tubercular outgrowths. From the base of this region arise about six filamentous structures, each enclosing a canal lined by single celled epithelial layer. The accessory duct is also lined by glandular epithelium.

The histocytological picture of the ovaries reveal the initiation of oogenesis from 1st day pupa where primary oogonia (fig. 4) are seen in a dividing stage. By 2nd day mitosis is highly frequent and secondary oogonia (fig. 5) are seen in the germinal line of the ovary. This is followed by meiosis on 3rd day (fig. 6) and well differentiated vitellar region is observed. The 1st oocyte to descend towards vitellar region is in 4 day old pupa (fig. 7) and tunica propria is also well defined. As each oocyte enlarges and enters the vitellarium (freshly moulted adult ovary), prefollicular tissue gets arranged around the oocyte in the form of follicular epithelium ; which is ultimately a single layered covering. Germarium is well developed with scattered dividing secondary oogonia (fig. 8) at this stage. The adjoining region of the vitellarium with calyx gets blocked by an epithelial plug. The vitellogenesis begins on 2nd day after moulting and continues upto 3rd and 4th days. Concomitant with the increase in vitellogenesis the abdominal swelling is seen to accommodate the enlarging oocytes. Three to four oocytes are arranged serially in the vitellarium with a most mature oocyte close to Calyx by the end of 4th day (fig. 9). The follicular epithelium is seen to be made of rectangular cells with distant nuclei (fig. 10) with small interspaces in mature ovaries. By 6th day the eggs are laid by the females leaving the collapsing corpus luteum behind (fig. 11, 12).

Effect of Acorus *oil vapours*

No significant effect is seen on the pupal ovary if treatment is given after 24 hr of pupation. On the other hand, 0-12 hr treated pupae show under-developed ovaries in which oocytes descend down but vitellar region shows bizzare appearance in follicular (fig. 13, 14) epithelium with divisions in the germinal line normal. However, the major effects were seen on the adult after 6 days of the application of 3 µl dose or three days in case of higher doses. With the increase in the dose and also the time of exposure, the changes become more and more apparent i.e. the size of the ovary (fig. 15) is reduced and vitellarium consists of only moribund follicles. The germarium, however, remains normal. In very extreme doses (7 µl) the ovary shortens considerably and the germarium appears to open directly into the oviduct.

The sequence of events of the effect reveal the initial effect on the terminal part of the vitellarium, which then shifts to proximal end. The follicular epithelium (fig. 16) loses its normal appearance, intercellular spaces are lost, cells show an irregular enlargement and appear phagocytotic. The vacuolization is also seen and some times consumed yolk is seen in the vacuolated regions. Further advancement of regression results into complete obliteration of the vitellar cavity.

The germaria part is less affected and the sequence of oocyte descent is disturbed,

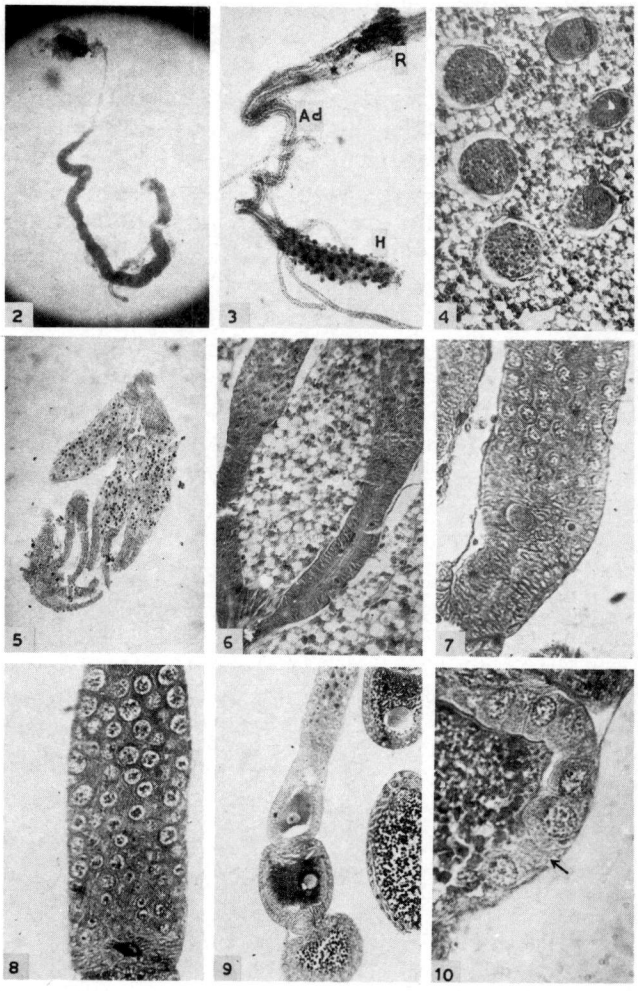


FIG. 2. — *A whole mount of spermathecal gland.* × 30.

FIG. 3. — *Accessory gland showing three regions ; the head (H), accessory duct (Ad) and reservior (R).* × 37.5.

FIG. 4. — *Cross section through one day pupa ovary, showing six ovarioles with oogonial divisions.* × 200.

FIG. 5. — *L. S. through 2 day pupa ovary. Note secondary oogonia in the germinal line.* × 81.25.

FIG. 6. — *L. S. through 3 day old pupal ovary showing differentiation of vitellar region.* × 200.

FIG. 7. — *L. S. through 4 day old pupal ovary showing the descent of first oocyte and tunica propria well defined.* × 200.

FIG. 8. — *Section through germarium of an adult ovary with dividing oogonia.* × 200.

FIG. 9. — *L. S. through ovariole of an adult insect showing three oocytes arranged serially in vitellarium.* × 81.25.

FIG. 10. — *Longitudinal section showing follicular epithelium of mature ovary with intercellular spaces (arrow).* × 500.

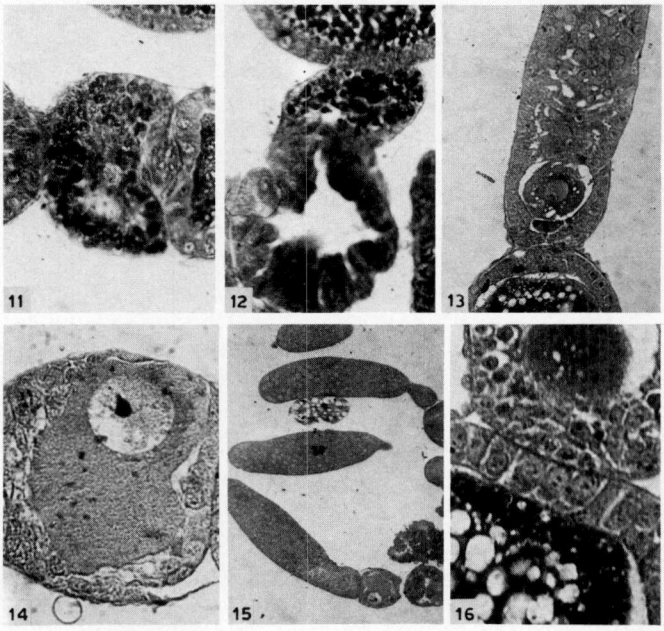


FIG. 11. — *Section through corpus luteum.* × 500.

FIG. 12. — *Same as figure* 11 *at later stage. Also note the part of Calyx in the figure.* × 500.

FIG. 13, 14. — *Affected follicular epithelium of an adult ovary after* Acorus calamus *oil treatment.* × 200 *and* × 500.

FIG. 15. — *Ovarioles with only normal germaria intact, of a treated insect.* × 81.25.

FIG. 16. — *Follicular epithelium of a follicle showing loss of interspaces.* × 500.

which move in a reverse order. The divisions are never absent in the germinal line but small spaces appear when the extreme doses are given to the insects, which make germarium empty with few oogonia here and there in groups.

Discussion

The ovarian structures of *Callosobruchus chinensis* are essentially comparable to those described for *Callosobruchus maculatus* (Ahmed *et. al.*, 1976) except that bursa copulatrix has not been seen in *C. chinensis* and accessory and spermathecal glands are two separate structures in the candidate insect. The normal histological picture reveals the telotrophic pattern of ovaries having a germarium extending into vitellarium through small pre-vitellar region. Yolk deposition starts on 2nd day after adult moulting and extends up to 3rd and 4th day. However, in the absence of any reports for bruchid ovarian histology, it cannot hitherto be compared.

Administration of *calamus* oil vapours produce changes in the follicular epithelium, which results into the follicular regression and moribund ova. This is contrary to those ovaries effected by chemosterilants or juvenile hormone (JH) analogues

(Landa and Matolin, 1971 ; Metwally, 1972, Campion, 1972 ; Rohdendorf and Sehnal, 1972 and Rohdendorf and Saxena, 1974) where oogenesis is partly blocked in the germarium or nurse cells and follicular cells show clumping of their chromatin. Effect of Metepa and hempa on *Callosobruchus chinensis* ovaries (Nakayama, 1977) has also exhibited a reduction of ovary and picnosis of oogonial cell nuclei in oogenesis. Present study has revealed the initiation of effect from terminal end of vitellarium where mature egg shows regression in its volume. This regression is gradual vis-à-vis the time of exposure and the quantity of oil (Koul, Tikku and Saxena, 1977). The follicular epithelium derails from its normal appearance and function and due to the reabsorption of oocytes the vitellar cavity becomes an atretic cavity. Thus the effect is not in concurrence with either chemosterilants or JH analogues.

Though the interstitial cells have been reported among Coleopteran ovaries (Bunning, 1972) but were not visible in this beetle in present staining technique. However, such cells have been reported by us for *Dysdercus kœnigii* (Saxena *et al.*, 1977*a*, 1977*b*), where they are highly secretory in nature and the secretion is extensively inhibited by the vapours of *A. calamus* oil. The observation lead us to presume their role responsible for vitellogenesis. On the whole the results suggest that the derailment brought about by A. *calamus* oil vapours in the follicular epithelium and oocyte regression are probably due to imbalanced coding and hormonal interplay — a view also true of allatectomized *Leptinotarsa decemlineata*, where the resorption of terminal oocyte is followed by the regression of the ovarioles (Deloof and Lagasse, 1970).

Reçu pour publication en juillet 1978.

Acknowledgements

Thanks are due to Dr. C. K. Atal, Director of the Laboratory for his keen interest during the study.

Résumé

Ovogenèse de Callosobruchus chinensis
*et stérilité induite par les vapeurs huileuses d'*Acorus calamus *L.*

Le système reproducteur femelle de *Callosobruchus chinensis* est décrit du point de vue morphologique et histologique. L'ovaire montre une figure histologique telotrophique typique. Le spermathèque est un grand organe aveugle situé entre les deux ovaires. Chez cet insecte les glandes accessoires et les glandes de la spermathèque forment deux structures séparées. Les vapeurs huileuses d'*Acorus calamus* L. ont été testées pour leur effet sur les ovaires. Les résultats provisoires ont montré l'absence de fécondité et la régression des follicules terminaux du vitellarium initial qui se déplace alors vers les parties supérieures de l'ovaire. Il se produit aussi un déplacement de l'épithélium folliculaire. Il en résulte une strophie irréversible des follicules.

References

AHMED M. Y. Y., SALEM Y. S., ELBADRY E. A., 1976. The reproductive system of the southern cowpea weevil *Callosobruchus maculatus* F. (Col. Bruchidae). *Ann. Zool. Ecol. anim.* **8,** 13-16.

BUNNING J., 1972. Ultersuchungen am Ovar von *Bruchidius Olotectus* (Coleoptera-Polyphaga) Zur Klarung des Oocytenwachstums in Pravitellogenese. *Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat.*, **128,** 241-282.

CAMPION D. G., 1972. Insect chemosterilants, a review. *Bull. entomol. Res.*, **61,** 577-635.

DELOOF A., LAGASSE A., 1970. Resorption of the terminal oocyte in the allatectomized colorado beetle, *Leptinotarsa decemlineata* Say. *Konigkl. Nederl. Akad. Wetens*, **73,** 284-297.

EL-SAWAF S. K., 1956. Some factors affecting the longivity, oviposition and rate of development in the southern cowpea weevil, *Callosobruchus maculatus* F. *Bull. Soc. Entom. Egypt.*, **40,** 29-95.

KOUL O., TIKKU K., SAXENA B. P., 1977*a*. Mode of action of *Acorus calamus* L. oil vapours on adult male sterility on red cotton bug. *Experientia*, **33,** 29-31.

KOUL O., TIKKU K., SAXENA B. P., 1977*b*. Follicular regression in *Trogoderma granarium* due to sterilizing vapours of *Acorus calamus* L. oil. *Curr. Sci.*, **46,** 724-725.

LANDA V., MATOLIN S., 1971. Effects of chemosterilants on reproductive organs and embryogenesis in insects. IAEA, Sterility Principle for Insect control of Eradication, Athena, pp. 173-182.

METWALLY M. M., 1972. Effects of metepa and hempa on the ovarian development of the Khapra beetle, *Trogoderma granarium* Everts. *Acta. entomol. Bohemoslov.*, **69,** 229-242.

NAKAYAMA I., 1977. Histopathological observation of chemosterilizing effect of Metepa and Hempa on female adults of the Azuki Bean Weevil, *Callosobruchus chinensis* L. *Botyu-Kagaku*, **42,** 92-96.

PARNEL J. R., 1964. The structure and development of the reproductive organs of the two seed beetles *Apion fuscirostre* (Col. Curculionidae) and *Bruchidius ater*. (Col. Bruchidae). *Entomol. Mon. Mag.*, **100,** 265-272.

ROHDENDORF E. B., SEHNAL F., 1972. The induction of ovarian dysfunction in *Thermobia domestica* by Cecropia J. *Experientia*, **28,** 1099-1101.

ROHDENDORF E. B., SAXENA B. P., 1974. Abst. « Regulation of Insect reproduction », Liblice 1974.

SAXENA B. P., ROHDENDORF E. B., 1974. Morphological changes in *Thermobia domestica* under the influence of *Acorus calamus* oil vapours. *Experientia*, **30,** 1298-1300.

SAXENA B. P., MATHUR A. C., 1976. Loss of fecundity in *Dysdercus koenigli* F. due to vapours of *Acorus calamus* L. oil. *Experientia*, **32,** 315-316.

SAXENA B. P., TIKKU K., KOUL O., 1977*a*. Spermatogenesis in *Dysdercus koenigii*, and induced sterility by *Acorus calamus* L. oil vapours. *Acta. entomol. Bohemoslov.*, **74**, 381-387.

SAXENA B. P., KOUL O., TIKKU K., ATAL C. K., 1977*b*. A new chemosterilant isolated from *Acorus calamus* L. *Nature* Lond., **270,** 512-513.

Ann. Zool. Écol. Anim., 1978, **10** (**3**), 553-557.

Chronique des Livres

CHRISTIANSEN F. B., FENCHEL T. M. — *Theories of populations in biological communities. Ecological studies* 20. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, 1977, 144 p.

L'ouvrage traite des théories sur les communautés biologiques en termes de propriétés des populations composées d'une seule espèce et des interactions entre populations. Il souligne qu'une compréhension véritable des communautés ne peut être atteinte qu'à travers les propriétés des individus et des populations telles qu'elles ont été modelées par la sélection naturelle sur la caractéristique individuelle. L'accent est mis aussi sur le rapport existant entre l'écologie et la génétique des populations. Les différents chapitres sont consacrés aux modèles mathématiques de la croissance de la population, aux interactions entre les espèces et à la stabilité des systèmes comprenant plusieurs espèces, à la niche écologique et à l'équilibre migration-extinction dans des habitats hétérogènes dans l'espace et dans le temps. Le dernier chapitre donne une discussion critique sur le concept de communité dans la bibliographie. Avec la conviction que l'écologie théorique et l'écologie de terrain ne pourront se développer d'une manière fructueuse qu'en s'appuyant l'une sur l'autre, les modèles théoriques sont discutés en liaison avec des exemples pris dans la nature.

Photopériodisme animal de Brian LOFTS, traduit de l'anglais et adapté par Bernard DUMORTIER (Maître de Recherches à l'I.N.R.A.), 63 p., 26 fig., Vuibert, Paris, 1978.

Photopériodisme animal est le neuvième titre de la série « Thèmes Vuibert Université » qui s'adresse, ainsi que le précise l'éditeur, aux élèves des Classes Terminales, aux étudiants en Biologie des Universités et des Classes Préparatoires aux Grandes Ecoles, aux professeurs du Secondaire. Il s'agit donc d'une revue de synthèse de bon niveau destinée à un public scientifique non spécialiste.

L'ouvrage s'ouvre sur un chapitre où l'on montre la nécessité pour les animaux de synchroniser leurs cycles (reproduction, migration, diapause) avec l'évolution saisonnière du milieu, et par conséquent d'être capables de reconnaître des repères temporels qui permettent, en temps utile, la préparation de ces divers processus physiologiques. De nombreux exemples montrent que la variation de la photopériode au long de l'année constitue le *synchroniseur* le plus largement utilisé, depuis les Insectes jusqu'aux Mammifères.

Quatre chapitres sont ensuite consacrés aux résultats de l'étude expérimentale du photopériodisme chez les Oiseaux, les Mammifères, les Vertébrés inférieurs et les Insectes. Si l'accent est mis particulièrement sur les Oiseaux et sur les Insectes, c'est certes que ces classes sont éminemment photodépendantes, mais cela tient sans doute aussi à ce que les deux auteurs sont spécialisés dans l'étude du photopériodisme, l'un chez les Oiseaux, l'autre chez les Insectes.

Les modèles qui rendent compte du mécanisme de cette *mesure photopériodique du temps* sont examinés dans un sixième chapitre où apparaissent les étroites relations entre photopériodisme et rythmes circadiens. Sont également signalées les possibilités d'utilisation pratique de cet ensemble de données fondamentales.

Le dernier chapitre qui traite des structures réceptrices de l'information photopériodique fait apparaître un des aspects les plus surprenants du phénomène, puisque, du moins chez les Oiseaux, les Reptiles et les Insectes, cette information est directement perçue par le cerveau.

Sans doute enfin faut-il souhaiter que l'orthodoxie évolutionniste de certains lecteurs français ne soit pas heurtée, à la lecture de ce texte, par une interprétation néo-darwinienne présente à chaque page, et que l'adaptateur n'a nullement cherché à dissimuler.

GREEN M. B., HARTLEY G. S., WEST T. F. — *Chemicals for crop protection and pest control*. A revised edition of Chemicals for pest control by G. S. Hartley and T. F. West. Pergamon Press, Oxford, New York, Toronto, Sidney, Paris, Frankfurt, 1977, 291 p.

Le présent ouvrage est une édition complètement révisée de « Chemicals fort pest control » de G. S. Hartley et T. F. West paru en 1969. Il couvre les progrès faits dans la protection des plantes et la lutte contre leurs ennemis jusqu'à la fin de 1976 et tient compte de tous les pesticides nouveaux mentionnés dans le B.S.I. Les pesticides y sont considérés en tant que produits manufacturés commercialisés par l'industrie chimique. Leur utilisation, leurs risques, leur réglementation et leurs activités biologiques sont examinés en fonction de celle-ci. L'ouvrage discute aussi de la rentabilité technologique de la protection des plantes et de la lutte contre leurs ennemis et les relations entre l'industrie des pesticides et l'industrie chimique dans son ensemble. Un dernier chapitre indique les orientations futures et évoque l'intégration des pesticides dans des systèmes complets de protection des plantes.

L'ouvrage est divisé en vingt-trois chapitres complétés d'un glossaire, d'un index général et d'un index des pesticides.

GUPTA B. L., MORETON R. B., OSCHMAN J. L., WALL B. J. — Transport of ions and water in animals. Academic Press, London, New York, San Francisco, 1977, 817 p.

Le livre présente une synthèse en un volume des connaissances acquises sur le transport des ions et de l'eau chez les animaux, Vertébrés et divers groupes d'Invertébrés.

Les techniques utilisées dans ce domaine sont décrites dans le premier chapitre et abondamment illustrées par des schémas.

Les informations actuellement rassemblées sur le problème du transport d'ions et de l'eau sont développées dans cinq chapitres. Au total, trente exposés donnent les mécanismes de base et les processus de contrôle impliqués dans le transport et l'osmorégulation au niveau cellulaire et tissulaire.

Les auteurs rendent compte des transports au niveau des membranes artificielles lipidiques des organismes unicellulaires aux Vertébrés. Ce volume contient une grande richesse de nouvelles informations publiées ici pour la première fois.

N. H.

THIELE H. U. — *Carabid Beetles in their environments. A study on habitat selection by adaptations in physiology and behaviour. Zoophysiology and Ecology*. 10. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 1977, 369 p.

Pourquoi les organismes vivent-ils là où ils vivent ? Dans bien des cas, il n'y a pas d'explication morphologique des différences de distribution écologique d'espèces voisines. Peut-être faut-il en chercher une dans les besoins physiologiques individuels ou les différences de comportement. C'est là que réside la justification de l'utilisation des Carabes dans l'étude de ces problèmes : seules quelques familles d'insectes peuvent égaler ou dépasser en nombre les quarante mille espèces de Carabes (plus de 4 p. 100 de l'ensemble des espèces d'insectes). Comme ils appartiennent à une seule famille ils montrent un degré relativement élevé d'uniformité dans leur structure morphologique. Ils conviennent donc particulièrement bien à l'étude des adaptations écophysiologiques qui leur ont été imposées par les contraintes de l'environnement et qui ont permis leur succès en tant que groupe. Ils ont réussi, malgré une structure simple, à s'implanter dans tous les milieux sur la terre entière.

McFARLANE N. R. (Ed.). — *Crop protection agents. Their biological evaluation*. Proceedings of the international Conference on the evaluation of biological activity, held at Wageningen The Netherlands, 16th-18th April 1975. Academic Press, Londres, New York, San Francisco 1977, 638 p.

C'est en 1973 que le groupe « Pesticides » de la Société de l'Industrie chimique prit l'initiative de tenir une réunion sur les problèmes du « screening ». Le présent ouvrage publie les communications qui ont été présentées au cours de cette conférence qui a eu lieu à Wageningen en 1975 sous le titre « Evaluation de l'activité biologique ».

Un effort considérable est accompli pour la recherche de matières biologiquement actives utiles à l'agriculture et de nombreuses disciplines sont impliquées dans cette recherche. L'objectif de la conférence était de fournir une large base de discussion sur les différents problèmes soulevés par cette évaluation de l'activité biologique.

Après deux conférences inaugurales présentées par J. T. Braunholtz (Biological screening, a balance sheet) et N. van Tiel (Trends in plant protection policy and research), les travaux du congrès se sont répartis entre huit sessions :

1) The management of pest control and pesticide development.
2) Techniques in the search for chemicals influencing insect behaviour and development.
3) Techniques on the search for plant growth regulators.
4) Techniques in the search for weed control.
5) Techniques for the search for insects and acarine control on plants.
6) Techniques in the search for plant disease control.
7) Methods for culturing test and target organisms.
8) Techniques in the search for insect and acarine control on animals.

Cinquante-cinq conférenciers ont participé à cette réunion.

RICHARDS O. W., DAVIES R. G. — *Imm's general Textbook of Entomology*. 10th edition. Vol. 1, Structure, Physiology and development, 418 p.-vol. 2, Classification and biology, 1 354 p. Chapman and Hall, Londres 1977.

La dixième édition de cet ouvrage de base qui couvre tous les aspects de l'entomologie a été revue et en grande partie réécrite pour tenir compte de l'élargissement du champ de l'entomologie moderne tout en conservant les caractéristiques qui ont fait son succès passé. Etant donné que cette édition comporte un nombre de pages beaucoup plus grand que la précédente, il a été décidé, après enquête auprès des chercheurs et des bibliothécaires, de la publier en deux volumes.

Dans le premier, la structure et la physiologie des insectes sont traitées en une série de chapitres généraux consacrés chacun à un ou des organes correspondant à une fonction donnée. Les résultats des recherches récentes ont été pris en compte. Là où les connaissances ont le plus avancé comme dans les domaines de la cuticule, les organes des sens, le système nerveux, les structures glandulaires, les chapitres concernés ont été en grande partie repris et ils renferment les discussions nécessaires sur l'ultrastructure des cellules et des tissus des insectes. Les développements embryonnaire et post-embryonnaire sont détaillés en insistant sur quelques-unes des interprétations de la croissance et des métamorphoses dues à l'accroissement des données expérimentales actuellement disponibles.

Dans le deuxième volume les ordres principaux d'insectes sont étudiés du point de vue de leur anatomie, de leur biologie, de leurs métamorphoses ainsi que la classification générale, la phylogenèse et l'évolution.

La plupart des données n'ont jamais été publiées dans des traités et des bibliographies extensives accompagnent chaque chapitre.

Nous pensons que dans cette nouvelle édition, l'ouvrage se présente comme le plus complet et le plus détaillé sur le sujet. Il constitue un outil essentiel pour les étudiants et les chercheurs dans les domaines de l'entomologie, la parasitologie, la recherche forestière, l'agriculture et la lutte contre les ravageurs des cultures.

TEMBROCK Günter, Berlin. — *Verhaltensbiologie* (« *Biologie du comportement* »). VEB Gustav Fischer Verlag, Iéna. 1978, 224 p., 75 illustrations.

Ce livre est le troisième de la série « Dictionnaires de biologie ». Il donne par ordre alphabétique les définitions des principaux concepts de ce nouveau domaine de la biologie.

Il concerne la physiologie des sens, la neurophysiologie, la biocommunication, l'éthologie et la chronobiologie, l'orientation et l'apprentissage.

Il est principalement destiné aux étudiants allemands en biologie.

REMANE A., STORCH V., WELSCH U. — *Kurzes Lehrbuch der Zoologie* (« *Abrégé de Zoologie* » *en all.*). Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York 1978. 3e édition totalement remaniée, 533 p., 386 fig. et illustrations (ISBN 3-437-20 169-7).

Cet abrégé est destiné aux étudiants allemands. Il donne une vue d'ensemble de la zoologie générale.

Dans cette édition les chapitres consacrés au comportement, à la reproduction, au développement, à l'hérédité, à l'évolution, à l'écologie et à la géographie animale ont été actualisés et complétés ; on y a ajouté l'histoire de la Zoologie.

L'accent est porté sur les aspects pratiques de la zoologie (p. ex. l'immunologie, la génétique appliquée, les animaux domestiques, les parasites).

Cet abrégé est accompagné d'un « Studienhilfe Zoologie » (guide de Zoologie) qui compte 1 000 questions et autant de réponses.

KRANZ J., SCHMUTTERER H., KOCH W. — *Diseases, pests and weeds in tropical crops.* Verlag Paul Parey, Berlin, Hambourg 1977, 666 p.

Cet ouvrage, en langue anglaise, réalisé avec beaucoup de soins par trois professeurs des Universités de République fédérale d'Allemagne de Giessen et de Hohenheim avec la collaboration de 152 scientifiques du monde entier, spécialistes en protection des plantes, comprend 666 pages illustrées de 238 figures, de 251 illustrations en couleur regroupées en 64 planches et de 6 tables. La qualité des illustrations est à la hauteur du sérieux du texte de chaque espèce citée. Le plan suivi par les réalisateurs est simple et efficace : Synonymes, noms communs (plusieurs langues), plantes-hôtes, symptômes, importance économique, morphologie, analogies avec des espèces voisines, cycle évolutif et écologie de l'espèce, ennemis naturels, lutte (méthodes culturales, variétés résistantes, lutte chimique, etc...), bibliographie succincte, nom du rédacteur.

Grâce à une typographie bien choisie, chaque paragraphe, nom scientifique, etc... se détachent bien de l'ensemble du texte et facilite la lecture.

L'ouvrage est bien relié, il s'ouvre bien et reste ouvert à la page consultée, ce qui est précieux pour un livre de travail que nous aurions peut être souhaité plus documenté, car, est-ce volontaire ou oubli ? citons par exemple en entomologie : *Atherigona soccata* citée sur Pennisetum dans le texte (p. 530) n'est pas répertoriée parmi les ennemis du mil dans l'index par plante-hôte (p. 643). Le capricorne du figuier, *Batocera rufomaculata* ne figure pas dans l'ouvrage, de même que la Cécidomyie, *Contarinia citri* et l'aleurode, *Aleurothrixus floccocsus*. De même aucune Cécidomyie n'est citée sur l'olivier, alors que sur trois espèces bien connues, *Dasyneura oleae*, *Clinodiplosis oleisuga* (= *Thomasiniana* ?) et *Prolasioptera berlesiana*, l'une d'entre elles est régulièrement nuisible.

Ces remarques ne retirent rien à la qualité de l'ouvrage qui a la prétention de couvrir un monde particulièrement vaste géographiquement, aux situations écologiques très variées, extrêmement diversifié si l'on considère les cultures, leurs ennemis, les maladies qui les affectent et la concurrence exercée par les adventices.

Le traité comprend trois grandes parties : les maladies occupent 236 p. ; les ennemis animaux 305 p. et les mauvaises herbes 73 p.

Les auteurs ont adopté, pour chacune de ces parties, l'ordre systématique, ce qui est de beaucoup préférable puisque deux répertoires des espèces nuisibles par plante-hôte termine le traité.

La relecture a dû être particulièrement soignée car, en feuillant, je n'ai pas relevé d'erreurs typographiques ; toutefois, à la table des matières, *Parlatoria blanchardii* est signalé par erreur p. 343 au lieu de 359.

Comme chaque auteur, que je sache, a dû fournir son manuscrit dans sa langue maternelle et que son texte a ensuite été traduit en langue anglaise, je pense qu'il faut féliciter les traducteurs, car, si je prends pour témoins les chapitres dont j'ai assuré la rédaction, la traduction en est parfaite.

R. C.

CHENG Lanna. — *Marine Insects.* North Holland Publishing Company, Amsterdam, American Elsevier Publishing Company, New York, 1976, 581 p.

3 p. 100 des vingt-cinq mille ou trente mille espèces d'insectes dénombrées, sont aquatiques ou ont des stades larvaires aquatiques, mais quelques centaines d'entre elles seulement sont marines ou intercotidales. C'est pourquoi, malgré l'importance économique et médicale de certaines d'entre elles, elles n'ont été jusqu'à présent étudiées ni dans les traités d'Entomologie ni dans ceux qui sont consacrés aux invertébrés marins.

Le présent ouvrage est le premier à donner une revue exhaustive de la bibliographie sur les insectes marins, c'est-à-dire ceux qui passent au moins une partie de leur vie dans le milieu marin. En plus des insectes vrais, comme les collemboles ou les parasites des oiseaux ou des mammifères marins, les arthropodes intercotidaux comme les araignées, les scorpions, les acariens, les centipèdes et les millipèdes sont inclus dans ce travail.

Les dix-neuf chapitres, rédigés par des spécialistes, se répartissent en deux sections : la première traitant des aspects écologiques généraux et des problèmes de l'adaptation à ce milieu particulier, la deuxième passant en revue les différents groupes qui y vivent.

Dans cette deuxième partie, chaque chapitre donne une idée générale sur les particularités du groupe étudié, l'écologie, le développement, les adaptations spéciales au milieu marin et une bibliographie exhaustive. L'importance économique et médicale de certains insectes, en particulier dans les zones côtières est soulignée. Tout un chapitre est consacré aux migrations d'insectes au-dessus des océans.

HEPBURN H. R. — *The insect integument*. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, New York, Oxford, 1976, 571 p.

Le tégument est le milieu à travers lequel et par lequel toutes les activités d'un insecte sont réglées. Pour la plupart des entomologistes, une connaissance approfondie de sa structure et de ses fonctions apporte un élément indispensable à l'appréciation du succès des insectes. Il est aussi étroitement relié à des problèmes appliqués variés tels que le mode d'action des insecticides, le métabolisme de l'eau, l'écologie et les relations compliquées qui existent entre les glandes endocrines et la cuticule.

Cet ouvrage comporte vingt-sept chapitres répartis entre deux sections traitant l'une des propriétés de base du tégument et l'autre de sa plasticité. Les premiers d'entre eux étudient les propriétés physiques et chimiques de la chitine, les fractions lipidiques et protéiniques et les interactions entre tous ces éléments pour produire une cuticule fonctionnelle. Des chapitres sur le contrôle enzymatique, les sources métaboliques et la régulation hormonale du tannage sont suivis de discussions sur de nombreux aspects de l'épicuticule et de l'orientation de la chitine. Les propriétés de la cuticule en tant que matériel biologique sont évaluées d'une manière approfondie et plusieurs chapitres sont consacrés aux propriétés de base de l'épiderme et aux aspects du développement du tégument.

Dans la deuxième partie, les propriétés physiologiques du tégument telles que les variations de couleur, l'homéostasie de l'eau, l'action des insecticides, le rôle mécanique de la cuticule et le nouveau champ de recherche prometteur des membranes péritrophiques sont aussi largement traités.

Cet ouvrage intéresse tous les chercheurs qui étudient la biologie des insectes soit sur le plan expérimental soit sur le plan appliqué.

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format 21 × 29,7, avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles *séparées* seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

Au début de chaque mémoire, on indiquera : — *le titre du mémoire* : il ne devra pas comporter d'abréviations ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes) ; — *le nom des auteurs*, précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes ; — *le nom des techniciens* ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de ... ; — *le nom de l'établissement*, dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

Les mémoires seront rédigés, autant que possible, d'après le plan ci-dessous :

a) *résumé* (250 mots max.) suffisamment précis pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance ; b) *introduction* dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine ; c) *techniques expérimentales et matériel utilisé*, en donnant, sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences ; d) *résultats*, à présenter de la manière la plus brève possible ; e) *discussion et conclusions* ; f) *titre et résumé* anglais ou destinés à être traduit en anglais comportant une analyse *complète* de l'article ; g) *remerciements* pour les collaborateurs. les fonds, les dons... ; h) *références bibliographiques*.

Les travaux originaux en anglais doivent présenter la même composition que les mémoires rédigés en français. mais ils comportent obligatoirement un résumé français *très complet*. Les figures, graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

Pour les autres documents (notes, mises au point, revues, rapports, etc.) l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

Les références bibliographiques doivent être citées dans le texte de la manière suivante : (DUPONT et DUVAL, 1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier auteur sera mentionné, suivi de *et al.* A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

Pour les articles : le(s) nom(s) de(s) auteur(s) suivi(s) des initiales du (des) prénom(s) ; la date de parution de l'article ; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous-titré dans l'une des quatre langues mentionnées) ; le titre du périodique en abrégé, selon la *World List of Scientific Periodicals*, ou le *Bulletin Signalétique du C. N. R. S.* ; le volume ; la première et la dernière page de l'article.

Pour les ouvrages : le nom de l'auteur avec les initiales du prénom ; la date de l'édition ; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine) ; le volume ; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages ; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs ; le nom de l'éditeur ; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur du chapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in », le titre de l'ouvrage.

La mention de « communications personnelles » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d'« Abstracts », le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies, doivent être fournis à part. Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponibles est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit. Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils seront envoyés soit *à l'état définitif* soit *à l'état de projets*, leur exécution définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I. N. R. A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : *soit* × 0,5, *soit* × 0,25.

Il est rappelé que le format utile des *Annales* est : 12,5 × 19 cm ; ces dimensions ne doivent pas être dépassées.

Photographies : Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc, et de préférence en format 9 × 12. Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos : 9 × 12 ; 4 photos : 9 × 5,5 ; 6 photos : 5,5 × 5,5. Dans ce cas, chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Il est demandé d'indiquer sur le manuscrit, dans la marge, en regard du texte, l'emplacement souhaité pour les tableaux et figures.

Envoi du manuscrit : M. BILIOTTI, Centre national de Recherches agronomiques, 78000 Versailles, France. On demande deux exemplaires.

Correction des épreuves : les épreuves que les auteurs recevront à corriger sont à retourner, après correction, à cette même adresse.

Le Directeur de la publication : M.-L. CAGNAC

Imprimerie JOUVE, 17, rue du Louvre, 75001 PARIS. — 1-1979

Dépôt légal : 1er trimestre 1979. N° d'Impression : 25898

CPPAP n° 47721

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

PÉRIODIQUES

TARIF DES ABONNEMENTS POUR 1978	France	Étranger	Le N°
ANNALES AGRONOMIQUES, 6 nos par an	287 F	315 F	69 F
ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES, 6 nos par an	287 F	315 F	69 F
ANNALES DE PHYTOPATHOLOGIE, 4 nos par an	254 F	281 F	90 F
ANNALES DE ZOOLOGIE-ÉCOLOGIE ANIMALE, 4 nos par an	254 F	281 F	90 F
ANNALES DE ZOOTECHNIE, 4 nos par an	254 F	281 F	90 F
ANNALES DE TECHNOLOGIE AGRICOLE, 4 nos par an	223 F	247 F	69 F
ANNALES DES SCIENCES FORESTIÈRES, 4 nos par an	223 F	247 F	69 F
ANNALES DE GÉNÉTIQUE ET DE SÉLECTION ANIMALE, 4 nos par an	254 F	281 F	85 F
ANNALES DE RECHERCHES VÉTÉRINAIRES, 4 nos par an	254 F	281 F	90 F
ANNALES DE BIOLOGIE ANIMALE, BIOCHIMIE, BIOPHYSIQUE, 6 nos par an (1)	300 F	330 F	65 F
ANNALES D'HYDROBIOLOGIE (2)			

(1) Les abonnements aux *Annales de Biologie animale, Biochimie, Biophysique* doivent être adressés à : « Secrétariat des A. B. A. B. B., I. N. R. A., 78350 JOUY-EN-JOSAS ».

(2) Les *Annales d'Hydrobiologie* cessent de paraître à partir de 1978.

APIDOLOGIE, 4 nos par an — Abonnement : France : 64 F — Étranger sauf R. F. A. : 75 F
— Le numéro : France : 21 F — Étranger sauf R. F. A. : 27 F

DERNIERS OUVRAGES PARUS

Génétique et Amélioration de la Vigne. 2e Symposium international sur l'amélioration de la vigne, Bordeaux, 14-18 juin 1977.
472 p., 1978 ..... 230,00 F

Pays, Paysans, Paysages dans les Vosges du Sud, par **le Groupe de Recherches, I.N.R.A.-E.N.S.S.A.A.**
192 p., 1978 ..... 55,00 F

Flore illustrée des Phanérogames de Guadeloupe et de la Martinique, par **J. Fournet.**
1652 p., 1978 ..... 300,00 F

Les Rongeurs de France. Faunistique et Biologie, par **H. Le Louarn et M.-C. Saint-Girons.**
164 p., 1977 ..... 80,00 F

Carte pédologique de France à 1/100 000. Privas N-19 et notice explicative, par **M. Bornand, J.-P. Legros, J. Moinereau.**
254 p. et une carte, 1977 ..... 53,50 F

Carte pédologique de France à 1/100 000. Dijon O-12 et notice explicative, par **J. Chrétien.**
218 p. et une carte, 1977 ..... 53,50 F

Carte pédologique de France à 1/100 000. Condon H-21 et notice explicative, par **J. Séguy.**
152 p. et une carte, 1975 ..... 53,50 F

Carte pédologique de France à 1/100 000. Angoulême H-16 et notice explicative, par **G. Callot.**
171 p. et une carte, 1975 ..... 53,50 F

Carte pédologique de France à 1/100 000. Moulins L-14 et notice explicative, par **J. C. Favrot.**
177 p. et une carte, 1974 ..... 53,50 F

Carte pédologique de France à 1/100 000. Toulon P-23 et notice explicative, par **J. Portier.**
107 p. et une carte, 1974 ..... 53,50 F

Journées d'information sur l'alimentation azotée des animaux, Paris, 21-22 novembre 1973.
141 p., 1974 ..... 52,00 F

L'I. N. R. A. au service des Industries agricoles et alimentaires. Inventaire des Recherches.
266 p., 1974 ..... 35,00 F

Symposium international sur la conservation des grains récoltés humides, Paris, 5-10 mars 1973.
762 p., 1973 ..... 150,00 F

Le Pois. Etude génétique des caractères, classification, caractéristiques variétales portant sur les variétés inscrites au catalogue officiel français, par **R. Cousin.**
111 p. et 140 fiches, 1974 ..... 150,00 F

Contribution à l'étude de la Faune de France. Systématique de la tribu des Scymnini (Coccinellidae), par **J. M. Gourreau.**
223 p., 1974 ..... 85,00 F

Les arbres et arbrisseaux acclimatés en région méditerranéenne française. Catalogue commenté, par **P. Augé, P. Allemand, R. Hamès.**
144 p., 1973 ..... 58,85 F

Colloque sur l'ovogenèse et la folliculogenèse, Nouzilly, 14-16 déc. 1972.
258 p., 1973 ..... 120,00 F

Protoplastes et fusion de cellules somatiques végétales, Versailles, 11-15 septembre 1972. Coédition I.N.R.A.-C.N.R.S.
549 p., 1973 ..... 160,50 F

Les demandes d'abonnements et les commandes doivent être adressées au Service des Publications de l'Institut national de la Recherche agronomique, route de Saint-Cyr, 78000 Versailles.
Règlement : par chèque bancaire à l'ordre du Régisseur des Publications de l'I. N. R. A., par virement postal à son compte courant : 9064-43 Paris, sans mentionner d'adresse, ou par bons U. N. E. S. C. O.
Les demandes peuvent être souscrites également par l'intermédiaire des libraires dans les conditions habituelles.

Ann. Zool. Écol. anim., 1978, **10** (3), 317-558.

Table des matières

Colloque Franco-Tchèque :

Thème I. — Coïncidence spatio-temporelle 335
Thème II. — Comportement 381
Thème III. — Alimentation 407

G. FAUVEL, H. AUDEMARD, F. RODOLPHE, A. RAMBIER. — Le recensement des œufs d'hiver de l'acarien rouge, *Panonychus ulmi* (Koch) sur le pommier. I. 461

C. A. DEDRYVER. — Biologie des pucerons des céréales dans l'ouest de la France. I. — Répartition et évolution des populations de *Sitobion avenae* F., *Metopolophium dirhodum* WLK, et *Rhopalosiphum padi* L., de 1974 à 1977 sur blé d'hiver dans le bassin de Rennes..... 483

F. HEITOR, N. BOEMARE, A. AMARGIER. — Mise en évidence d'une infection bactérienne chez les vers de terre 507

D. DEBOUZIE. — Variabilité à l'intérieur d'une population de *Ceratitis capitata* élevée sur un milieu naturel non renouvelé (*Diptera* : *Trypetidae*) 515

J. P. NENON. — Synécologie d'*Ageniaspis fuscicollis* Thoms. (Hyménoptère Chalcidien polyembryonnaire) parasitoïde des Hyponomeutes (Lépidoptères)..... 525

Kalpana TIKKU, B. P. SAXENA, Opender KOUL. — Oogenesis in *Callosobruchus chinensis* and induced sterility by *Acorus calamus* L. oil vapours 545

Chronique des livres 553

Contents

French-Czech Colloquium :

Thème I. — Space-time coincidence 335
Thème II. — Behaviour 381
Thème III. — Nutrition 407

G. FAUVEL, H. AUDEMARD, F. RODOLPHE, A. RAMBIER. — Estimating the number of overwintering eggs of european red mite *Panonychus ulmi* on apple-trees. I. 461

C. A. DEDRYVER. — Biology of the cereal aphids in the west of France. I. — Distribution and evolution of *Sitobion avenae* F., *Metopolophium dirhodum* Wlk, and *Rhopalosiphum padi* L., from 1974 to 1977 on winter wheat near Rennes 483

F. HEITOR, N. BOEMARE, A. AMARGIER. — A bacterial infection in earthworms 507

D. DEBOUZIE. — Variation in a population of *Ceratitis capitata* fed on natural non renewed food 515

J. P. NENON. — Synecology of *Ageniaspis fuscicollis* Thoms. (Polyembyonic Hymenoptera Chalcidoidea), a parasitoid of the Hyponomeuta (Lepidoptera) 525

Kalpana TIKKU, B. P. SAXENA, Opender KOUL. — Oogenesis in *Callosobruchus chinensis* and induced sterility by *Acorus calamus* L. oil vapours 545

Book reviews. 553

Les Annales de Zoologie, Ecologie animale figurent dans Current Contents

I. N. 8.036.017.5.